Postverlagsort Berlin

ZEITSCHRIFT
FÜR
VERGLEICHENDE PHYSIOLOGIE

BEGRÜNDET VON

K. v. FRISCH UND A. KÜHN

HERAUSGEGEBEN VON

K. v. FRISCH
MÜNCHEN

E. v. HOLST
SEEWIESEN/OBB.

H. H. WEBER
HEIDELBERG

43. BAND, 4. HEFT

MIT 36 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 25. JULI 1960)

SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1960

Z. vergl. Physiol.

Preis DM 27.80

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. E. von Holst, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen/Obb. über Starnberg,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max-Planck-Institut für Med. Forschung Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg
Neuenheimer Landstraße 28—30
Fernsprecher 27901

Berlin-Wilmersdorf
Heidelberger Platz 3
Fernsprecher 830301

---

43. Band — **Inhaltsverzeichnis** — 4. Heft

Seite

HUBER, F., Experimentelle Untersuchungen zur nervösen Atmungsregulation der Orthopteren (*Saltatoria: Gryllidae*). Mit 23 Textabbildungen 359

JANKOWSKY, H.-D., Über die hormonale Beeinflussung der Temperaturadaptation beim Grasfrosch(*Rana temporaria* L.). Mit 5 Textabbildungen 392

RENNER, M., Das Duftorgan der Honigbiene und die physiologische Bedeutung ihres Lockstoffes. Mit 8 Textabbildungen 411

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 359—391 (1960)

Aus dem Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen
(Direktor: Prof. Dr. F. P. Möhres)

EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNGEN ZUR NERVÖSEN ATMUNGSREGULATION DER ORTHOPTEREN *(SALTATORIA: GRYLLIDAE)** **

Von

Franz Huber

Mit 23 Textabbildungen

(Eingegangen am 23. April 1960)

Einleitung

Die Orthopteren besitzen als Larven und Imagines abdominale Pumpbewegungen, die zur Ventilation der Luft im Tracheensystem dienen (Babak 1921; Fraenkel 1932; Wigglesworth 1931, 1953; Edwards 1953). Diese Atmungsbewegungen sind mit spontanen rhythmischen Entladungen von Neuronen in den thorakalen und abdominalen Ganglien des Bauchmarks synchronisiert (Adrian 1931, Prosser 1936, Edwards 1953, Roeder 1953) und mit den Bewegungen der Stigmen gekoppelt (Case 1956, 1957). Beide Bewegungsabläufe unterliegen einer ständigen chemischen und nervösen Kontrolle.

Die Durchtrennung der Konnektivbahnen an verschiedenen Stellen der thorakalen und abdominalen Ganglienkette hat gezeigt, daß der Ex- und Inspirationsvorgang in den einzelnen Hinterleibssegmenten von den zugehörigen Ganglien koordiniert wird (Plateau 1882, Ewing 1904, Regen 1911, Ten Cate 1931, Fraenkel 1932, Roeder 1953). Die Art der Zusammenarbeit der nervösen Apparate in den einzelnen Ganglien ist dagegen noch weitgehend unbekannt. Man weiß aber, daß ihre Aktivität von anderen Stellen im Zentralnervensystem moduliert werden kann (Matula 1911, Fraenkel 1932, Roeder 1953). Bei der Wüstenheuschrecke *Schistocerca gregaria* wird der Atmungsrhythmus von 3 Ganglien des Bauchmarkes bestimmt, indem sie abwechselnd als „*Schrittmacher*" mit der höchsten Frequenz den anderen Ganglien den Takt aufzwingen (Fraenkel 1932).

Über die Funktion der Kopfganglien bei der Atmung liegen folgende Ergebnisse vor: Barlow (1855) beschrieb wohl als erster, daß bei den Grillen nach der Ausschaltung der Kopfganglien die Frequenz der Atmungsbewegung sinkt. Sein Befund wurde an Feldheuschrecken (Plateau 1882, Ewing 1904), an Laubheuschrecken (Contejean 1890)

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

** Herrn Prof. Dr. K. v. Frisch in Verehrung gewidmet.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie

Begründet 1924 von K. von Frisch und A. Kühn. Band 1—29 (1934) unter dem Titel: „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie", Abt. C: Zeitschrift für vergleichende Physiologie. Berlin, Springer.

Die **„Zeitschrift für vergleichende Physiologie"** steht offen Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der allgemeinen Physiologie und speziellen Tierphysiologie, soweit die Ergebnisse als Bausteine zu einer vergleichenden Physiologie gewertet werden können.

Die Zeitschrift erscheint nach Maßgabe des eingehenden Materials zwanglos, in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Die Arbeiten können in deutscher, englischer, französischer oder italienischer Sprache abgefaßt sein.

Manuskripte nehmen entgegen:

Professor Dr. K. von Frisch, München 9, Über der Klause 10,

Professor Dr. E. von Holst, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, Seewiesen/Obb. über Starnberg,

Professor Dr. H. H. Weber, Institut für Physiologie im Max-Planck-Institut für Med. Forschung Heidelberg, Jahnstraße 29.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit.

Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind. Der Autor verpflichtet sich, sie auch nachträglich nicht an anderer Stelle zu publizieren. Mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag geht das Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder einschließlich des Rechts der fotomechanischen Wiedergabe oder einer sonstigen Vervielfältigung an den Verlag über. Jedoch wird gewerblichen Unternehmen für den innerbetrieblichen Gebrauch nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels e. V. und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens die Anfertigung einer fotomechanischen Vervielfältigung gestattet. Wenn für diese Zeitschrift kein Pauschalabkommen mit dem Verlag vereinbart worden ist, ist eine Wertmarke im Betrage von DM 0.30 pro Seite zu verwenden. *Der Verlag läßt diese Beträge den Autorenverbänden zufließen.*

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich.

Bei Arbeiten aus Instituten ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Im Interesse der unbedingt gebotenen Sparsamkeit wollen die Herren Verfasser auf knappste Fassung ihrer Arbeiten und Beschränkung des Abbildungsmaterials auf das unbedingt erforderliche Maß bedacht sein.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Springer-Verlag

Heidelberg
Neuenheimer Landstraße 28—30
Fernsprecher 27901

Berlin-Wilmersdorf
Heidelberger Platz 3
Fernsprecher 830301

---

43. Band — **Inhaltsverzeichnis** — 4. Heft

Seite

HUBER, F., Experimentelle Untersuchungen zur nervösen Atmungsregulation der Orthopteren (*Saltatoria: Gryllidae*). Mit 23 Textabbildungen 359

JANKOWSKY, H.-D., Über die hormonale Beeinflussung der Temperaturadaptation beim Grasfrosch(*Rana temporaria* L.). Mit 5 Textabbildungen 392

RENNER, M., Das Duftorgan der Honigbiene und die physiologische Bedeutung ihres Lockstoffes. Mit 8 Textabbildungen 411

Die Wiedergabe von Gebrauchsnamen, Handelsnamen, Warenbezeichnungen usw. in dieser Zeitschrift berechtigt auch ohne besondere Kennzeichnung nicht zu der Annahme, daß solche Namen im Sinn der Warenzeichen- und Markenschutz-Gesetzgebung als frei zu betrachten wären und daher von jedermann benutzt werden dürften.

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 359—391 (1960)

Aus dem Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen
(Direktor: Prof. Dr. F. P. Möhres)

EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNGEN ZUR NERVÖSEN ATMUNGSREGULATION DER ORTHOPTEREN *(SALTATORIA: GRYLLIDAE)** **

Von

Franz Huber

Mit 23 Textabbildungen

(Eingegangen am 23. April 1960)

Einleitung

Die Orthopteren besitzen als Larven und Imagines abdominale Pumpbewegungen, die zur Ventilation der Luft im Tracheensystem dienen (Babak 1921; Fraenkel 1932; Wigglesworth 1931, 1953; Edwards 1953). Diese Atmungsbewegungen sind mit spontanen rhythmischen Entladungen von Neuronen in den thorakalen und abdominalen Ganglien des Bauchmarks synchronisiert (Adrian 1931, Prosser 1936, Edwards 1953, Roeder 1953) und mit den Bewegungen der Stigmen gekoppelt (Case 1956, 1957). Beide Bewegungsabläufe unterliegen einer ständigen chemischen und nervösen Kontrolle.

Die Durchtrennung der Konnektivbahnen an verschiedenen Stellen der thorakalen und abdominalen Ganglienkette hat gezeigt, daß der Ex- und Inspirationsvorgang in den einzelnen Hinterleibssegmenten von den zugehörigen Ganglien koordiniert wird (Plateau 1882, Ewing 1904, Regen 1911, Ten Cate 1931, Fraenkel 1932, Roeder 1953). Die Art der Zusammenarbeit der nervösen Apparate in den einzelnen Ganglien ist dagegen noch weitgehend unbekannt. Man weiß aber, daß ihre Aktivität von anderen Stellen im Zentralnervensystem moduliert werden kann (Matula 1911, Fraenkel 1932, Roeder 1953). Bei der Wüstenheuschrecke *Schistocerca gregaria* wird der Atmungsrhythmus von 3 Ganglien des Bauchmarkes bestimmt, indem sie abwechselnd als „*Schrittmacher*" mit der höchsten Frequenz den anderen Ganglien den Takt aufzwingen (Fraenkel 1932).

Über die Funktion der Kopfganglien bei der Atmung liegen folgende Ergebnisse vor: Barlow (1855) beschrieb wohl als erster, daß bei den Grillen nach der Ausschaltung der Kopfganglien die Frequenz der Atmungsbewegung sinkt. Sein Befund wurde an Feldheuschrecken (Plateau 1882, Ewing 1904), an Laubheuschrecken (Contejean 1890)

* Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

** Herrn Prof. Dr. K. v. Frisch in Verehrung gewidmet.

und an Grillen (REGEN 1911) bestätigt. Auch nach der Exstirpation des 1. Hirnabschnittes treten vorübergehende Änderungen in der Atmungsfrequenz auf; bei den Feldheuschrecken steigt sie längere Zeit an (EWING 1904). CONTEJEAN (1890) reizte das gesamte Cerebralganglion elektrisch und löste eine kurzfristige Atmungsbeschleunigung aus, bei Reizung des Unterschlundganglions (USG) dagegen einen exspiratorischen Atemstillstand, dem später eine langsame tiefe Atmung folgte.

Diese Arbeit bringt Ergebnisse der Ausschaltung im thorakalen und abdominalen Bauchmark und insbesondere der lokalen elektrischen Reizung und Koagulation im Gehirn von *Gryllus campestris* L. und *Acheta domesticus* L., die unsere Vorstellungen und Kenntnisse über die nervöse Atmungsregulation der Orthopteren ergänzen.

Methodik

1. Registrierung der Pumpbewegung. Zur Aufzeichnung von Frequenz und Amplitude der abdominalen Atmungsbewegung der Insekten werden zahlreiche mechanische, optische und elektrische Verfahren beschrieben (PLATEAU 1882, REGEN 1911, BABAK 1921, FRAENKEL 1932, CASE 1957), die beim festgelegten Tier den zeitlichen Verlauf von Ex- und Inspiration erfassen. Diese Methoden kamen bisher nicht zur Anwendung, weil die Grillen vor, während und nach der Reizung im Gehirn in ihrem Verhalten möglichst ungestört sein sollten. Außerdem waren bei Reizung eines Hirnpunktes neben Atmungseffekten noch andere Bewegungsvorgänge zu erwarten, und es sollten zunächst die lokalisatorischen Grundlagen geschaffen werden.

Ich bediente mich daher der subjektiven Methode: Auge — Taste — Schreiber — Kymograph. Die Frequenz der Pumpbewegung der Grillen ist auch bei höherer Temperatur — über 25°C — und während gesteigerter motorischer Aktivität — Laufen, Fliegen, Singen — noch niedrig genug, so daß für einen ersten Einblick diese Methode ausreicht. Die Taste wurde im Takt der Atemzüge betätigt; ein 2. Schreiber war parallel zum Reizkreis geschaltet und registrierte die Dauer der Hirnreizung, ein 3. schrieb mit Hilfe eines Zeitgebers (Tempostat der Fa. Bosch, Freiburg) die Zeitmarken. Es konnten Frequenz, Rhythmus und länger dauernde ex- und inspiratorische Pausen aufgezeichnet werden. Gelegentlich wurde durch einen 4. Schreiber, den eine 2. Person bediente, auch der Einsatz und das Ende motorischer Aktivität registriert. Die Meßwerte der Atmungsfrequenz wurden nach der Formel: $F = S \cdot n/s$ (sec^{-1}) ermittelt[1].

2. Elektrische Reizung und Koagulation. Der mit CO_2 narkotisierten Grille wird ein Metallhalter auf dem Rückenschild des 1. Thorakalsegments angeklebt. An diesem Halter ist die *indifferente*, großflächige Bezugselektrode, ein Platindraht von 0,2 oder 0,5 mm Durchmesser, angelötet. Die zu einer Schlinge gebogene Spitze des Drahtes dringt beim Ankleben des Halters durch ein vorgestochenes Loch in den dorsalen Hämolymphraum des Prothorax ein, ohne die dorsalen Längsmuskeln und die Aorta zu verletzen. Der Oesophagus wird geringfügig nach ventral gedrückt.

In einem weiteren Schritt wird die Kopfkapsel im Gebiet der Stirnfläche (Frons) eröffnet. Die vor dem Gehirn zur Oberlippe ziehenden Tracheen werden

[1] F Atmungsfrequenz, S Wegstrecke/Zeiteinheit auf dem Kymogramm, n Anzahl der Signalmarkenabstände, s Gesamtstrecke der Abstände.

entfernt, die Vorderfläche des Gehirns freigelegt und durch Absaugen der Hämolymphe gesäubert. Die Sauerstoffversorgung des Ganglions ist nicht beeinträchtigt, denn die Luft wird durch Tracheen herangeführt, die auf der Rückseite in das Gehirn eintreten (HUBER 1960). In der Reizanordnung wird die an einem isolierten Kupferdraht — 0,05 mm Durchmesser — angelötete *differente, unipolare* Reizelektrode, ein bis zur Spitze mit Lack isolierter Silber- oder Wolframdraht von 15 oder 30 μ Dicke, durch die Neurallamelle durchgestochen und in eine bestimmte Hirntiefe vorgeschoben. Das aus der Narkose erwachte Tier erhält einen Korkball, den es beim Laufen auf der Stelle entgegen der Laufrichtung dreht; Einzelheiten dieser Methodik sind bei OBERHOLZER und HUBER (1957) angegeben.

Gereizt wurde mit Rechteckimpulsen von 1 msec oder mit Kondensatorentladungen von 0,1 msec Dauer und mit einer Wiederholungsfolge zwischen 4 und 80 Impulsen/sec. Als Maß für die Reizstärke wurde der Strom (in μA) und nicht die Spannung verwendet. Einzelheiten der Strommessung sind bei HUBER (1960) vermerkt. Die differente Reizelektrode war als *Kathode* geschaltet.

Zur Elektrokoagulation dienten die von WYSS (1945, 1957) entwickelten HF-Generatoren für die reizlose Ausschaltung im Nervengewebe. Sie liefern reinen sinusförmigen Wechselstrom von 500 oder 1000 kHz, der über kurze dicke Kupferdrähte an die Reizelektroden geleitet wurde.

Auch bei den Grillen ist die Herdgröße von der Koagulationsleistung, der Koagulationsdauer und den elektrischen Eigenschaften des Substrates abhängig (HUNSPERGER und WYSS 1953). Die Form des Herdes wird durch die Stromverteilung bestimmt, die wiederum von der Leitfähigkeit und damit von der Schichtung im Gewebe abhängt. Im Neuropilem des Gehirnes treten vorwiegend ellipsoide Herde auf; im Gebiet der Hirnnerven, der Stiele der Pilzkörper und der großen cerebralen Bahnen folgt die Ausschaltung dem Faserverlauf.

Der Koagulationsstrom wurde eingeschlichen, um das Gewebe im Bereich der Elektrodenspitze allmählich zu erwärmen und um eine genauere Dosierung zu ermöglichen. Für Herde von 60—80 μ im Durchmesser reichte bei einer 30 μ dicken Koagulationselektrode – aktive Fläche = 0,0007 mm² – eine Stromstärke von 15 mA bei einer Koagulationszeit von 30 sec aus.

3. Histologische Kontrolle des Reiz- und Koagulationsgebietes. Die Gehirne wurden in Ringer-Lösung[1] aus dem Kopf freigelegt, nach BOUIN oder nach BODIAN fixiert und nach Paraffineinbettung sagittal in Serie geschnitten. Zur Darstellung des Stichkanales der Elektrode und des Koagulationsherdes hat sich vor allem *Azan* nach HEIDENHAIN, zur Ermittlung des Faserverlaufes und der Degeneration haben sich die Imprägnationsmethoden nach BODIAN (ROMEIS 1948, VOWLES 1955) bewährt. Die histologischen Kriterien des koagulierten Gewebes sind: Zerstörung der Struktur, die durch Änderung in der Färbbarkeit und der Form der nervösen Elemente angezeigt wird. Diese Zerstörung erstreckt sich bei kurzfristigen Koagulationen nur auf das Gebiet der Elektrodenspitze, bei länger dauernder Ausschaltung erwärmt sich auch der Elektrodenschaft, und dies verursacht eine geringe Koagulation im Gebiet des Stichkanals. Einzelheiten über die Strukturveränderungen und die Degeneration nach der Koagulation werden an anderer Stelle veröffentlicht.

Die histologisch ermittelten Reizstellen wurden in Hirnschemata übertragen, wobei die Symbole entweder die Mitte des Herdes oder das Ende des Stichkanals angeben. Reizeffekte mit nicht lokalisierbaren Hirnstellen bleiben in dieser Arbeit unberücksichtigt.

[1] Zusammensetzung nach FINLAYSON und LOWENSTEIN (1958).

Die Atmungsbewegung und ihre anatomischen Grundlagen

1. Bewegungsablauf

Die rhythmischen Pumpbewegungen sind bei den Grillen nur im Bereich der Abdominalsegmente 1—8 zu beobachten. Sie verursachen neben der periodischen Änderung des Körpervolumens eine geringfügige dorsoventrale Oszillation der Hinterleibsspitze. An der Atmungsbewegung sind die sklerotisierten dorsalen und die membranösen lateralen Bezirke der Tergite, die Sternite und die pleuralen Membranen beteiligt (Abb. 1).

Die 8 abdominalen Stigmenpaare liegen beiderseits im membranösen Feld jedes Tergums. Unterhalb der Atemöffnung, die von einer vorderen

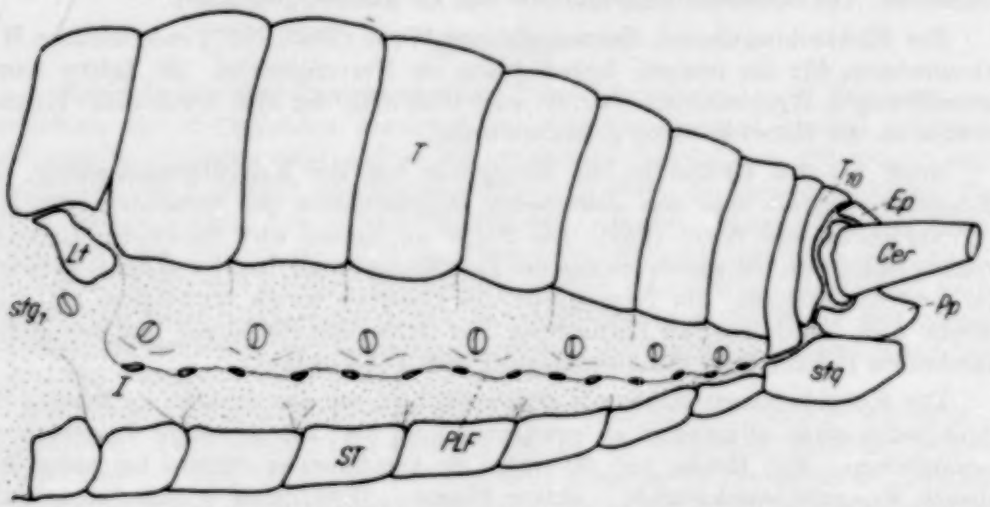

Abb. 1. Abdomen der Feldgrille in der Ansicht von links. *Cer* Cercus, *Ep* Epiproct, *I* Insertionsstelle der Flankenmuskeln, *Lt* Laterotergit, *PlF* Pleuralfalte, *Pp* Paraproct, *ST* Sternit, *STg* Stigma, *T* Tergit

und einer hinteren Stigmenlippe umgeben ist, verlaufen in jedem Segment 2 oder 3 dunkel pigmentierte und sklerotisierte dünne Leisten, die den inneren Flankenmuskeln als Insertionsstellen dienen. Tergaler und pleuraler Bereich werden durch eine längsverlaufende Membranfalte (*Pleuralfalte* nach WEBER 1954) abgegrenzt. Diese Falte wird in jedem Hinterleibssegment durch 2 kleine sklerotisierte Platten unterbrochen, an die von innen die äußeren Flankenmuskeln ansetzen.

1. Exspiration. Bei der stets ruckartig einsetzenden Ausatmung, die im 4. Abdominalsegment nach 0,4—0,6 sec die maximale Amplitude erreicht, finden folgende Teilbewegungen statt (Abb. 2):

a) Das Tier hebt alle Sternite, ohne beträchtliche Phasenverschiebung in den einzelnen Segmenten, an und senkt die Tergite. Im 4. Segment wird dadurch der Querdurchmesser des Abdomens um etwa $^1/_{12}$ verkleinert.

b) Zusammen mit der dorsoventralen Abflachung werden die Insertionspunkte der Flankenmuskeln nach innen gezogen und Teile der pleuralen Membran eingedellt. Insgesamt resultiert eine Kompression des Abdomens; der Binnendruck steigt an, die Tracheen werden verlagert und in der Längsrichtung zusammengeschoben.

2. Inspiration. Bei der Einatmung kehren alle Sternite durch das Erschlaffen der Atmungsmuskeln und infolge der Elastizität der sklerotisierten und membranösen Teile der Körperwand etwa gleichzeitig in die Ausgangslage zurück, die Membranen werden vorgewölbt (Abb. 2).

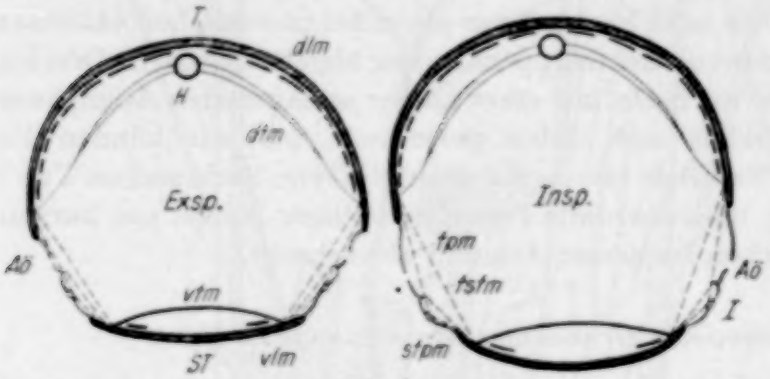

Abb. 2

Abb. 3

Abb. 2. Optischer Schnitt durch ein Abdominalsegment zur Demonstration der Exspirations- (*Exsp*) und der Inspirationslage (*Insp*). *Aö* Atemöffnung im Bereich der tergalen Membran, *dlm* dorsale Längsmuskeln, *dtm* dorsaler Transversalmuskel, *H* Rückengefäß, *I* Insertionsstelle der Flankenmuskeln, *ST* Sternum, *stpm* sternopleurale Muskeln, *T* Tergum, *tpm* tergopleurale und *tstm* tergosternale Muskeln, *vtm* ventraler Transversalmuskel, *vlm* ventrale Längsmuskeln

Abb. 3. Rechtes 4. Abdominalstigma von innen gesehen. *Aö* Atemöffnung, *mb* Manubrium, *vL* und *hL* vordere und hintere Stigmenlippe, *10* Öffnermuskel, *11* Schließmuskel, *ntr + na*, Nerv zur Innervation beider Muskeln und der Stigmenregion

Dieser Vorgang verläuft anfangs schnell (vgl. auch Regen 1911), die maximale Inspirationslage der Sternite wird dagegen erst nach 0,8 bis 1 sec bei 20°C erreicht. Im Normalfall folgt jetzt eine länger dauernde inspiratorische Pause.

3. Bewegung der Stigmen. Die Grille besitzt 2 thorakale und 8 abdominale Stigmenpaare. Bei großen Individuen kann das Öffnen und Schließen der Stigmen optisch verfolgt werden. Zur besseren Beobachtung hat sich folgende Methode bewährt: Auf die vordere Stigmenlippe (Abb. 3) wird das Endstück einer Daunenfeder angeklebt, das bei jeder Bewegung der Lippe vibriert.

Zu Beginn der Exspiration werden die beiden thorakalen Stigmenpaare zusammen mit dem ersten Abdominalstigma geschlossen, die restlichen öffnen sich. Der Öffnungs- und Schließungsvorgang im 2. Abdominalstigma ist noch nicht vollständig aufgeklärt. Umgekehrt öffnen sich bei der Inspiration die thorakalen Stigmen und das 1. im Abdomen,

die übrigen werden geschlossen. Die Grille betätigt ihre Stigmen also in ähnlicher Weise wie die Laubheuschrecken (HAMILTON 1937; LEE 1925, 1927) und Schistocerca (FRAENKEL 1932). Man darf daher vermuten, daß die Luft — ähnlich wie bei Schistocerca — durch die vorderen Stigmenpaare eingesogen und durch die hinteren ausgestoßen wird.

4. Atmungsrhythmen. Schon PLATEAU (1882), BABAK (1921) und REGEN (1911) beschrieben 2 Typen von Atmungsbewegungen bei den Orthopteren: Die mehr oder weniger *kontinuierliche* Atmung und die *Gruppenatmung*. In der Ruhe überwiegt bei den Grillen der kontinuierliche Typ, d. h. Ex- und Inspirationen folgen in regelmäßigen Abständen aufeinander. Aber auch hier und vor allem bei motorischer Aktivität kann dieser Rhythmus von der Gruppenatmung abgelöst werden. Drei bis 6 schnelle Atemzüge wechseln mit einer länger andauernden Atempause ab, die Frequenz ändert sich daher periodisch, und wir können die Gruppenatmung in Parallele setzen mit dem „Cheyne-Stokesschen Typ" der Wirbeltiere, bei dem ebenfalls Perioden völliger Apnoe mit kurzen Perioden ausgesprochen forcierter Atmung abwechseln.

II. Anatomische Grundlagen der Atmungsbewegung

Durch Präparation wurden die abdominalen Atmungsmuskeln und die sie versorgenden Nerven untersucht. Ich schildere nur die Verhältnisse in einem mittleren Hinterleibssegment, weil hier Muskulatur und Innervation besonders übersichtlich sind. Die prä- und postabdominalen Segmente sind einerseits durch die Anlagerung an den Metathorax und andererseits durch die Ausbildung von Begattungsapparaten abgewandelt.

1. Muskulatur im 4. Abdominalsegment (Abb. 4). Die in jedem Abdominalsegment vorhandenen Muskeln können in 4 Gruppen unterteilt werden: in die *tergalen* und in die *sternalen Längsmuskeln* (*dlm* und *vlm*), in die *dorsalen* und *ventralen Transversalmuskeln* (*dtm* und *vtm*) und in die Gruppe der *Flankenmuskeln*, die nach dem Ursprung und Ansatz als *tergosternale*, *tergopleurale* und *sternopleurale* Muskeln (*tstm*, *tpm* und *stpm*) bezeichnet werden. Die meisten dieser Muskeln sind bei der Atmungsbewegung beteiligt.

Bei den Grillen entspringen alle tergalen Längsmuskeln am vorderen Rand des nächstfolgenden Tergums, aber nur die 3 dorsalen setzen an der tergalen Innenleiste an, die SNODGRASS (1935) als Antecosta bezeichnet. Die lateralen Längsmuskeln sind wesentlich kürzer und endigen mit breiter Fläche an der Innenseite des Tergums (Abb. 4). Die beiden sternalen Längsmuskeln verlaufen parallel zur sternopleuralen Grenze und verbinden, ähnlich wie die dorsalen tergalen Längsmuskeln, als Intersegmentalmuskeln die abdominalen Segmente. Die genannten Längsmuskeln schieben bei der Kontraktion die Segmente

geringfügig ineinander. Ich möchte aber betonen, daß die „*Teleskopbewegung*" bei der Atmung der Grillen nur eine sehr untergeordnete

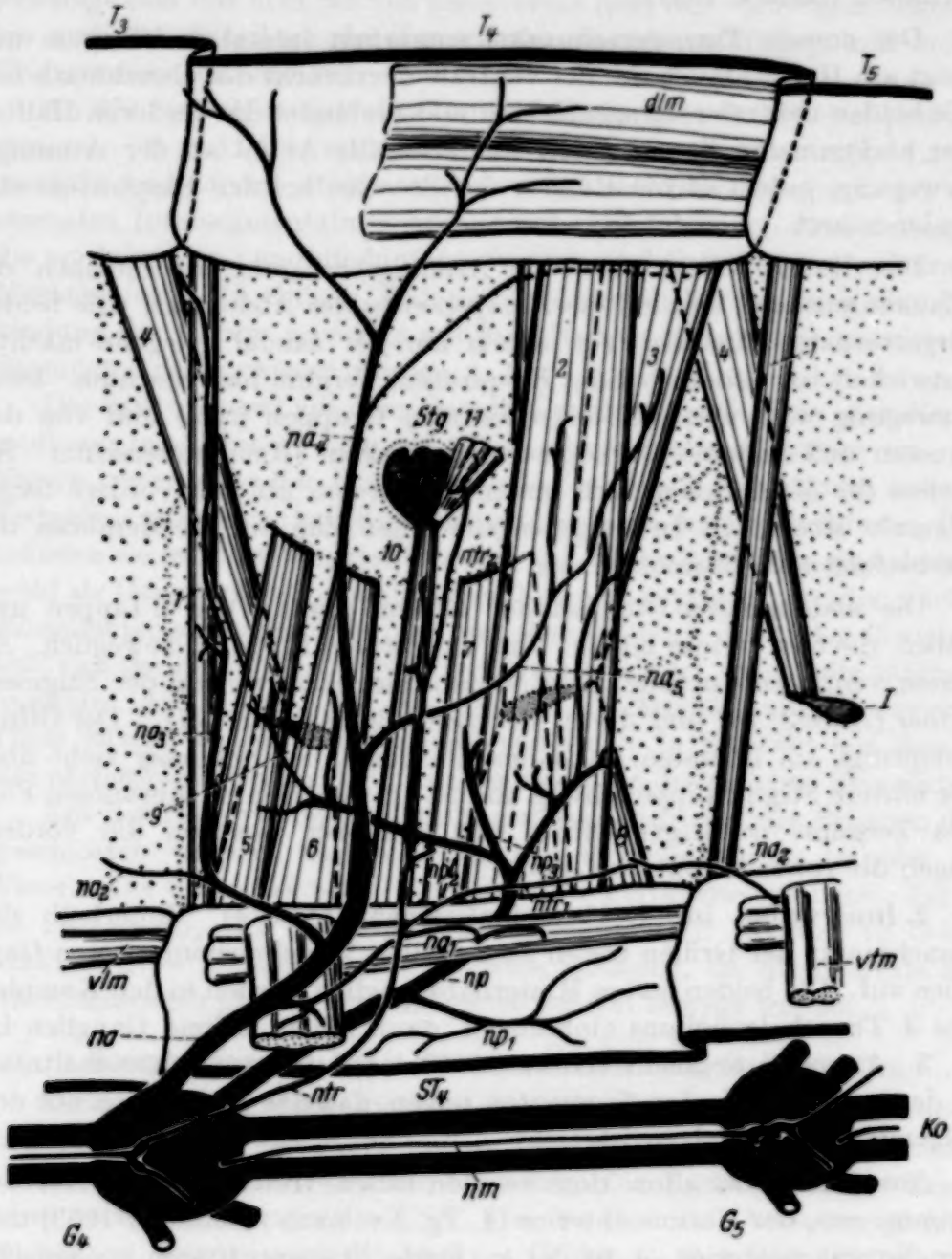

Abb. 4. Innenansicht der rechten Hälfte des 4. Abdominalsegmentes der Grille mit den Atmungsmuskeln und den Nerven. *I* **Insertionsstelle der Flankenmuskeln (punktiert),** *ST* **Sternit,** *T* **Tergit,** *STg* **Stigma. Muskulatur:** *dlm* **dorsale Längsmuskeln,** *vlm* **ventraler Längsmuskel,** *vtm* **ventraler Transversalmuskel,** *1 + 2* **vorderer und hinterer Tergosternalmuskel,** *3 + 4* **hinterer und vorderer Tergopleuralmuskel (***4* **ist ein Intersegmentalmuskel),** *5—7* **innere Sternopleuralmuskeln,** *8—9* **äußere Sternopleuralmuskeln,** *10* **Öffner und** *11* **Schließer des Stigmas. Nerven:** G_4 **und** G_5 **4. und 5. Abdominalganglion,** *na Nervus* **anterior mit 5 Ästen (**na_1**—**na_5**),** *nm* **Nervus medianus,** *np* **Nervus posterior mit 3 Ästen (**np_1**—**np_3**),** *ntr* **Nervus transversus mit Verbindung zum** *na* **des nächstfolgenden Segmentes (**ntr_1**) und dem Ast zur Stigmenmuskulatur (**ntr_2**),** *Ko* **Konnektiv**

Rolle spielt. Die Länge des Abdomens bleibt nämlich während der Ex- und Inspiration nahezu konstant. Das gleiche gilt auch für die Schaben (BABAK 1921).

Der dorsale Transversalmuskel entspringt lateral am Tergum und setzt am Herzschlauch an, der ventrale überbrückt das Bauchmark und die beiden ventralen Längsmuskeln und verbindet die vorderen Hälften der abdominalen Sternite. Er hat ebenfalls Anteil an der Atmungsbewegung, indem er die Ränder der Sternite bei der Exspiration einander nähert.

Die Hauptfunktion bei der Atmungsbewegung übernehmen die Flankenmuskeln; sie sind die *Kompressoren* des Abdomens. Die beiden tergosternalen Muskeln, von denen nur der caudal gelegene mächtig entwickelt ist, nähern bei der Exspiration Tergum und Sternum. Diese Bewegung wird von den tergopleuralen Gruppen (*tpm*) und von den inneren und äußeren sternopleuralen Muskeln (*stpm*) unterstützt. Sie ziehen die Membranen nach innen. Außerdem übt der vordere tergopleurale Muskel als Intersegmentaler einen Zug auf die Membran des nächstfolgenden Segmentes aus.

Die abdominalen Stigmen der Grillen werden von 2 Lippen umgeben, die das Atrium bilden. Nur die vordere Lippe ist beweglich. An ihrem ventralen Fortsatz, dem Manubrium, setzt ventral der Stigmenöffner (Abb. 3, *10*) und dorsal der Schließmuskel an (*11*). Der Öffner entspringt am lateralen Rand des Sternums, der Schließer zieht über die hintere Stigmenlippe hinweg und ist am lateralen membranösen Feld des Tergums befestigt. Öffner und Schließer bewegen die vordere gegen die ruhende hintere Lippe.

2. Innervation im 4. Abdominalsegment (Abb. 4). Innerhalb des Bauchmarks der Grillen treten an 2 Stellen Verschmelzungen von Ganglien auf. Die beiden ersten Hinterleibsganglien werden in den Komplex des 3. Thorakalganglions einbezogen, dann folgen 4 freie Ganglien im 1., 3., 4. und 6. Segment (HUBER 1952). Die Innervationsverhältnisse in den postabdominalen Segmenten zeigen, daß das 7. Ganglion mit den folgenden verschmolzen ist.

Aus dem 4. Ganglion, dem zweiten freien, treten lateral 2 Nervenstämme aus, der Nervus anterior (4. Tg. Nv. nach ALBRECHT 1953) und der Nervus posterior (4. St. Nv.). Beide Stämme führen sensorische und motorische Fasern. Der vordere dorsal entspringende *Nervus anterior* (*na*) (Abb. 4) fächert sich erst in dem zugehörigen Segment in 5 Äste auf (*na* 1—5). Sein Innervationsgebiet bilden die ventralen Längs- und Transversalmuskeln (na_1), die lateralen und dorsalen tergalen Längsmuskeln (na_4), die tergosternalen und die tergopleuralen Muskeln (na_3, na_5). In den einzelnen Ästen verlaufen Fasern von den

Sinnesorganen im Bereich des Tergums (na_4), der tergalen und tergopleuralen Membranen (na_3 und na_4). Ein Seitenast dieses Nerven (na_2) vereinigt sich mit dem Nervus transversus (*ntr*) des vorherigen Segmentes und hat Anteil an der Innervation der Atemöffnung und beider Stigmenmuskeln (Abb. 3).

An der caudalen ventralen Ganglienfläche tritt der *Nervus posterior* (*np*) aus. Sein 1. Ast (np_1) verzweigt sich unter den ventralen Längsmuskeln und nimmt afferente Fasern aus der Sternalgegend und den sternalen Intersegmentalmembranen auf. Die folgenden Äste versorgen die vorderen (np_2) und die hinteren inneren und äußeren sternopleuralen Muskeln (np_3). In einigen Abdominalsegmenten konnte auch eine Verbindung des Nervus posterior mit dem Nervus transversus des gleichen Segmentes nachgewiesen werden.

Der dritte, dorsal auf dem Ganglion entspringende Nerv, der *Nervus medianus* (*nm*), gehört dem ventralen sympathischen System an. Die Fasern treten nahe der Ursprungsstelle des linken Konnektivs aus und verlaufen zwischen den Konnektiven zum nächsten Ganglion. Hier münden sie in Verdickungsstellen ein, die Kerne enthalten und deshalb wohl als Ganglien des sympathischen Systems angesehen werden dürfen. Einzelheiten sind allerdings noch unbekannt. Nach dieser Anschwellung teilt sich der *nm* in 2 Äste, die *Nervi transversi* (*ntr*), welche die Stigmenmuskeln (Abb. 3) und die Region um die Atemöffnung innervieren. Diese Fasern stehen — wie schon erwähnt — in Kontakt mit dem *na* des nächstfolgenden und z. T. auch mit dem *np* des gleichen Segmentes[1].

Aus der Innervation der Atmungsmuskulatur und der Stigmen darf geschlossen werden, daß während der Pumpbewegung Impulse auf Fasern aller 3 beschriebenen Nerven in die Peripherie gelangen. Ferner ist zu fordern, daß die funktionell gleichwertigen Neurone in beiden Hälften jedes Ganglions sich *synchron* entladen, da die Sternite und die Membranen gleichzeitig und gleich schnell bewegt werden.

Atemfrequenz und motorische Aktivität beim intakten Tier

Beobachtungen über die Beziehungen zwischen Atmungsfrequenz und Amplitude in der Ruhe und in bestimmten Verhaltenssituationen des intakten Insekts bilden die Grundlage für die Deutung der Ergebnisse nach Eingriffen in das ZNS. Um die Resultate besser vergleichen zu können, wurden auch die intakten Grillen — *ohne* Reizelektroden — in die Anordnung eingespannt.

Abb. 5 orientiert über die Änderungen in der Atmungsfrequenz bei einem ruhenden Grillenmännchen, das bei einer Temperatur von 26°C gehalten wurde. Die 1. Kurve (ausgezogen) wurde 20 min nach der

[1] Die Innervationsverhältnisse im Bereich der Eingeweide und des Herzens bleiben hier unberücksichtigt.

Befestigung des Tieres in der Reizanordnung, die 2. (gestrichelte) 60 min später registriert. Der Atemrhythmus gehört dem kontinuierlichen Typ

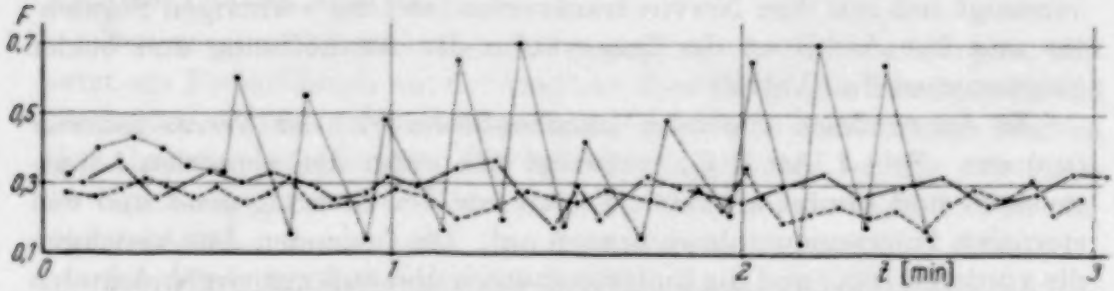

Abb. 5. Atmungsfrequenzverlauf beim ruhenden Grillenmännchen. *F* Frequenz/sec, *t* (min) Zeit in Minuten. Kurvenerklärung im Text

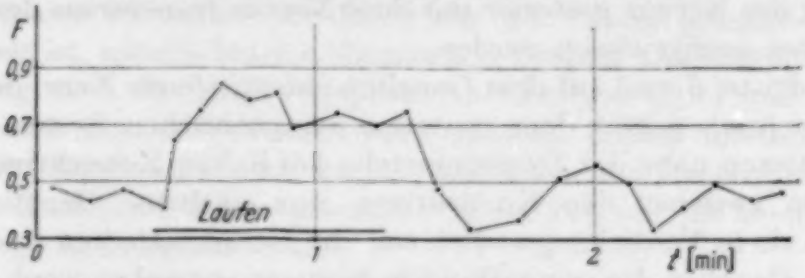

Abb. 6. Änderung der Atmungsfrequenz während der Lokomotion

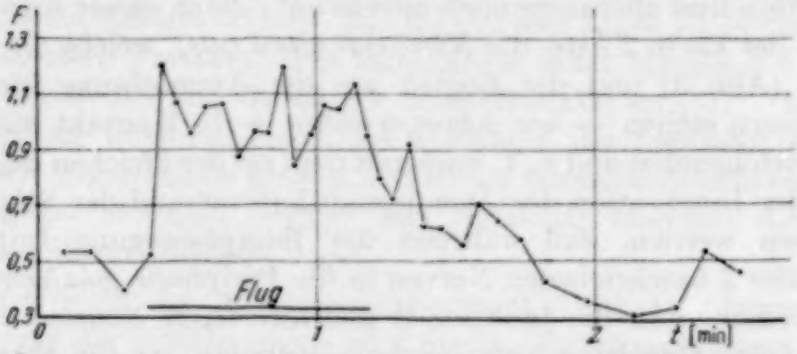

Abb. 7. Änderung der Atmungsfrequenz während der Flugbewegung der Feldgrille

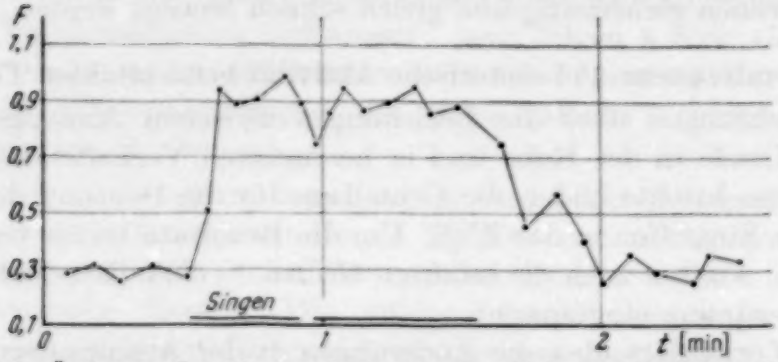

Abb. 8. Änderung der Atmungsfrequenz während des gewöhnlichen Gesanges des Grillenmännchens

an, d. h. die Atemzüge folgen in annähernd gleichen Abständen aufeinander. Die 3. (punktierte Kurve) zeigt einen Ausschnitt des Frequenz-

verlaufes beim gleichen Tier während einer Phase der Gruppenatmung unter den gleichen Bedingungen. Im Mittel wird auch hier eine Atmungsfrequenz von 0,3—0,4 Atemzüge/sec eingehalten, die Abweichungen kommen durch die Perioden schneller Atmung und durch inspiratorische Pausen zustande.

Vor Beginn oder während motorischer Aktivität — Laufen (Abb. 6 Fliegen (Abb. 7)[1], Singen (Abb. 8) — steigt die Frequenz beträchtlich an, bleibt bei anhaltenderAktivität erhöht und kehrt nach Abklingen der Lokomotion langsam auf den Ausgangswert zurück. Die Atmungsamplitude schwankt in der Ruhe nur sehr wenig, ist aber während der Lokomotion einer beträchtlichen Änderung unterworfen. Beim gewöhnlichen Gesang der Männchen besteht eine Synchronisation der Atmungsbewegung mit der lauterzeugenden Bewegung der Elytren. Je eine Pumpbewegung im Abdomen fällt mit 3 Versen (= 12 Elytrenbewegungen) zusammen. Bei der Flugbewegung steigt die Frequenz enorm an; die Atmung wird hier nicht gehemmt, wie Fraenkel (1932) dies für *Schistocerca* beschreibt, aber der Bewegungsablauf wird modifiziert. Die dorsoventrale Abflachung nimmt zu, der Hinterleib wird gegen Ende einer Flugperiode verkürzt und seitlich komprimiert.

Eine länger andauernde Atmungshemmung ist bei Grillen unter natürlichen Bedingungen dann zu beobachten, wenn das Tier bei Störung nicht mehr rechtzeitig in seiner Erdhöhle verschwinden konnte. Es stellt dann den Hinterleib auf und verharrt einige Minuten in einer Starre.

Eingriffe in die thorakale und in die abdominale Ganglienkette

I. Ergebnisse

Einleitend habe ich erwähnt, daß die Atmungsbewegung der Orthopteren nach Eingriffen im Bauchmark verändert wird. Bei der Feldgrille sind solche Versuche bisher nicht durchgeführt worden, und es war daher wünschenswert, die Angaben anderer Autoren nachzuprüfen und für einen weiteren Vertreter zu ergänzen. Eingriffe und Ergebnisse sind in der Tabelle zusammengestellt.

Die erzielten Ergebnisse, die nachfolgend besprochen werden, stehen z. T. in Übereinstimmung mit den Befunden bei anderen Orthopteren.

1. Nach der Ausschaltung des Gehirnes und der wichtigsten Sinnesorgane des Kopfes — Augen, Ocellen und Antennen — *sinkt* die Frequenz der Atmung *nur vorübergehend ab* (Abb. 9, Kurven a und b). Der

[1] Die Feldgrille ist fluguntauglich; durch Abheben des Tieres von der Unterlage (Tarsenreflex nach Fraenkel 1932) und beim Anströmen der Kopfpartie (Weis-Fogh 1950) können auch bei ihr kurzfristig Flugbewegungen der Elytren — *nicht* der Hinterflügel — ausgelöst werden (Huber, unveröffentlicht).

Tabelle. *Eingriffe in das Bauchmark der Feldgrille und qualitative Ergebnisse bezüglich der segmentalen Koordination und der Regulation der Atmungsbewegung*

Koordination = Ex- und Inspirationsfolge in einem Segment und zwischen den Segmenten; SKO = Schlundkonnektiv; KO I und KO II = Konnektive zwischen USG und 1. Th. Ganglion bzw. 1. Th. Ganglion und 2. Th. Ganglion; KO 3 = Konnektive zwischen dem metathorakalen Komplex und dem 1. freien (= Abd. Ga.) Ganglion

Nr.	Ort des Eingriffes	Zahl der Tiere	Koordination	Frequenz	Amplitude
1	SKO einseitig durchtrennt	4	normal	normal	normal
2	SKO beidseitig durchtrennt	7	normal	vorübergehend vermindert	normal
3	KO I einseitig durchtrennt	11	normal	normal	normal
4	KO I beidseitig durchtrennt	14	normal	dauernd vermindert	Ex- und Inspiration schwächer und verzögert
5	KO II beidseitig durchtrennt	6	normal	wie Eingriff 4	wie Eingriff 4
6	KO 3 einseitig durchtrennt	4	vorübergehend Phasenverschiebung	normal	normal
7	KO 3 beidseitig durchtrennt	5	segmentale Koordination gestört	wie Eingriff 4 bei Segment 3—8	wie Eingriff 4 bei Segment 3—8
8	4. Abd. Ganglion isoliert	2	segmentale Koordination gestört	ab Segment 5 wie Eingriff 4	ab Segment 5 wie Eingriff 4
9	4. Abd. Ganglion halbiert	3	segmentale Koordination gestört Atmung in Segment 4 negativ	ab Segment 5 normal	ab Segment 5 normal
10	Rechter *na* + rechter *np* + rechter *ntr* durchtrennt 4. Abd. Ganglion	2	segmentale Koordination gestört einseitige Atemlähmung	ab Segment 5 normal	ab Segment 5 normal

Unterschied in der Frequenz zwischen den operierten und den intakten Tieren gleicher Temperatur ist statistisch nicht gesichert (PĀTAU 1943). Auch die Abweichungen der Frequenz vom Mittelwert bleiben in beiden Fällen annähernd gleich.

2. Nach der Ausschaltung des 2. Kopfganglions (USG) *sinkt* die Atmungsfrequenz für *dauernd ab* und bleibt auf einem sehr niedrigen

Niveau während der weiteren Lebenszeit des Tieres (Kurven c in Abb. 9). Hier ist der Unterschied sowohl zwischen dem intakten ruhenden Tier gleicher Temperatur (Kurven a) als auch zwischen dem hirnlosen Tier (Kurven b) und dem Insekt nach Verlust des USG mit einem $P<0{,}0002$ absolut gesichert. Dieses Ergebnis gilt für beide Grillenarten und für beide Geschlechter. Eine beidseitige Unterbrechung der Konnektive zwischen caudal vom USG gelegenen Ganglien des Bauchmarks bringt *keine weitere* Senkung in der Atmungsfrequenz. Parallel mit der Erniedrigung der Frequenz ändert sich auch die Dauer von Ex- und Inspirationsphase.

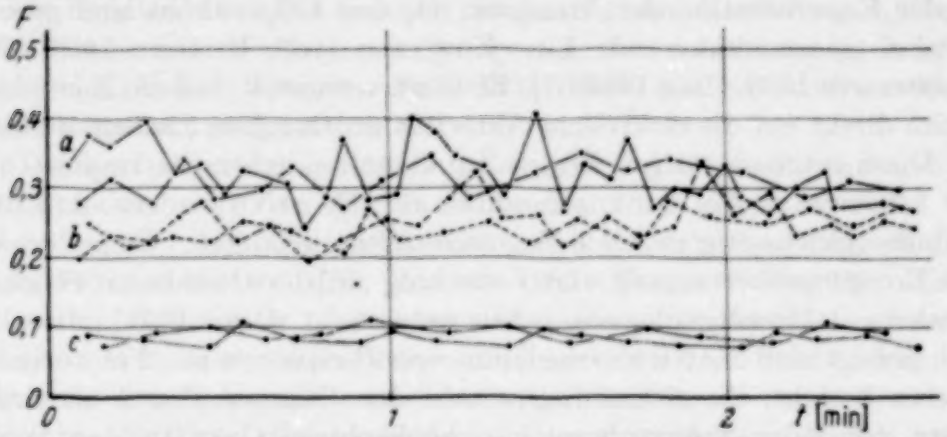

Abb. 9. Atmungsfrequenzverlauf beim ruhenden unverletzten Grillenmännchen(*a*), nach der Ausschaltung des Gehirnes (*b*) und nach der Ausschaltung des Unterschlundganglions (*c*)

3. Nach Eingriffen in das abdominale Nervensystem wird die *segmentale Koordination* der Atmungsbewegung gestört. Vorder- und Hintertier atmen mit verschiedener Frequenz. Bei einseitiger Durchtrennung der Konnektive tritt in dem Segment hinter der Operationsstelle *vorübergehend* eine *Phasenverschiebung* in der segmentalen Bewegung auf: die operierte Seite hinkt kurzfristig im Atmungstakt nach.

4. Das isolierte Abdominalganglion ist in der Lage, in dem zugehörigen Segment alle Phasen der Atmungsbewegung in der richtigen Reihenfolge zu koordinieren. Die Zusammenarbeit beider Segmenthälften wird nach Halbierung des Ganglions unterbunden: Die Atmungsbewegung fällt in diesem Segment aus. Gleichzeitig wird gezeigt, daß die für die Synchronisation der Bewegung in den Segmenten verantwortlichen Impulse in den Konnektivfasern von einem Ganglion auf das nächste übertragen werden, wobei diese Fasern im Ganglion sich nicht überkreuzen (Eingriff 9).

5. Die einseitige Ausschaltung der segmentalen Nerven stört *nur* die Atmungsbewegung im gleichen Segment. Auch dieses Ergebnis läßt den Schluß zu, daß die autonom tätigen Atmungsapparate in den Ganglien über die Konnektivfasern moduliert werden. Für die Zusammenarbeit

der Motoneurone in den beiden Ganglienhälften sind Querverbindungen notwendig, die bei der Halbierung durchtrennt werden.

II. Diskussion

Der nervöse Atmungsapparat in den einzelnen Abdominalganglien der Orthopteren und anderer Insekten ist nach den Untersuchungen von ADRIAN (1931), PROSSER (1936), EDWARDS (1953) *autorhythmisch* tätig. Gewisse Neurone in den von der Peripherie und unter sich isolierten Ganglien entladen sich im Takt der Atemzüge. Die Frequenz dieser Entladungen kann durch andere Stellen im ZNS und durch Änderungen in der Konzentration der Atemgase (O_2 und CO_2) erhöht und gesenkt werden (zusammenfassende Lit.: EDWARDS 1953, ROEDER 1953, WIGGLESWORTH 1953, CASE 1956/57). ROEDER vermutet, daß die chemischen Reize direkt auf die elektrische Aktivität im Ganglion Einfluß nehmen.

Diese autonom tätigen Bezirke im Ganglion geben die Impulse über die 3 Nerven an die Atmungsmuskeln ab. Es ist zu fordern, daß diese Impulse gleichzeitig in beide Segmenthälften gelangen. Bisher ist nur die Erregungsübertragung und Verteilung an die thorakalen Stigmenmuskeln elektrophysiologisch genau untersucht (CASE 1957). Hier hat sich gezeigt, daß der Nervus medianus von *Periplaneta* aus 2 motorischen Fasern besteht, die sich aufteilen und den Stigmenmuskel versorgen. Kurz vor jeder Stigmenbewegung beobachtete CASE in den beiden Fasern *absolut synchronisierte* spike-Salven. Die Erregungsübertragung zur übrigen Atmungsmuskulatur, ihre Synchronisation und periphere Kontrolle ist dagegen noch nicht bekannt. SLIFER und FINLAYSON (1956) beschrieben erstmals innerhalb der dorsalen Längsmuskeln im Abdomen von Laub- und Feldheuschrecken Sinnesorgane, deren Funktion von FINLAYSON und LOWENSTEIN (1958) geklärt werden konnte. Es handelt sich um Streckrezeptoren, die ständig Impulse einer bestimmten Frequenz zu den Segmentganglien senden und bei Längenänderungen im Abdomen ihre Entladungsfrequenz ändern. Die Rezeptoren gehören dem *phasisch-tonischen* Typ an (BURKHARDT 1960). Es ist gut möglich, daß diese Sinnesorgane als Rückmeldesysteme bei der periodischen Atmungsbewegung und bei anderen abdominalen Bewegungen eine Rolle spielen. Untersuchungen hierzu sind im Gange.

In den eigenen Versuchen wurde gezeigt, daß die Atmungsbewegung im einzelnen Segment erlischt, wenn beide Ganglienhälften voneinander getrennt werden. Der autonom tätige nervöse Apparat im Ganglion besteht demnach aus Neuronen, die in beiden Hälften vorhanden sind und durch Querverbindungen miteinander verknüpft werden. Eine Hälfte ist für sich allein unfähig, die Atmungsbewegung auf der gleichen Seite in Gang zu bringen. Weder die Struktur noch die Arbeitsweise der Neurone dieses koordinierenden Apparates sind bisher bekannt. Er

empfängt die modulierenden Nervenimpulse über Fasern beider Konnektive; fällt eine Seite aus, so tritt eine Verzögerung in der Ex- und Inspiration auf der operierten Seite ein. Diese Phasenverschiebung in der Pumpbewegung kann sowohl durch eine vorübergehende *Erregungsasymmetrie* als auch durch eine Senkung des *Muskeltonus* verursacht werden.

Die Synchronisation der Atmungsbewegung in den Abdominalsegmenten ist noch nicht geklärt. Es scheint jedoch, daß die übergeordneten nervösen Regulationsapparate über die Konnektivfasern mit allen segmentalen Atmungsstellen in Verbindung stehen und auf diese Weise in allen Ganglien nahezu gleichzeitig den Entladungsrhythmus modulieren. Interneurone mit Synapsen in den verschiedenen Ganglien sind bei Krebsen (Wiersma 1952, 1953, 1958) und bei Insekten (Cook 1951, Roeder 1948) beschrieben worden.

Die Verminderung der Atmungsfrequenz bei der Grille und anderen Orthopteren nach der Ausschaltung des USG zeigt Parallelen zur Dämpfung der Lokomotionsaktivität nach dem gleichen Eingriff (Ten Cate 1931; v. Holst 1935; Roeder 1937; Huber 1955, 1959). Es ist daher wahrscheinlich, daß beide Phänomene ursächlich zusammenhängen. Wir wissen schon lange, daß zwischen dem Stoffwechsel, der Aktivität des Tieres und seiner Atmungsintensität eine enge Beziehung herrscht. So kann die verminderte Atmung nach dem Ausfall beider Kopfganglien das Ergebnis einer herabgesetzten Stoffwechselaktivität und ebenso das einer gedämpften motorischen Aktivität sein. Die Unterschiede in der Atmungsfrequenz zwischen dem normalen und dem operierten Tier sind aber so beträchtlich und setzen in so kurzer Zeit ein, daß eine direkte nervöse Steuerung vermutet werden darf. Das USG der Grillen scheint also nicht nur die Lokomotionsaktivität entscheidend zu kontrollieren, sondern auch *direkt* – und nicht allein über Stoffwechsel und Motorik – als *Schrittmacher* den Takt der Atmung zu bestimmen.

Wird das dekapitierte Tier erwärmt oder peripher gereizt, so steigt die Frequenz der Atemzüge kurzfristig an. Die Ganglien des Bauchmarks sind noch in der Lage, die Atmungsbewegung den veränderten Stoffwechsel- und Aktivitätsbedingungen anzupassen. Dieses Regulationsverhalten gilt auch noch für das abdominale Bauchmark als Ganzes, nicht mehr hingegen für das einzelne Segment.

Nach dem Ausfall beider Kopfganglien sinkt auch der Tonus in der thorakalen und abdominalen Skeletmuskulatur vorübergehend ab (Roeder 1937, Huber 1959). Die Grille ist in den ersten Tagen nach dem Eingriff außerstande, den Körper von der Unterlage abzuheben (Huber 1955). Es kann daher die Verzögerung in der Exspiration (Eingriff 4 der Tabelle) und die Verminderung in der Atmungsamplitude durch die Herabsetzung des Muskeltonus bedingt sein.

Die Schwankungsbreite der Frequenz wächst mit steigender Temperatur und mit Zunahme der motorischen Aktivität. Beim abgekühlten oder ruhenden Insekt sind Frequenzschwankungen besonders gering, ebenso auch nach der Ausschaltung des USG, die eine lang andauernde *Immobilität* des Tieres zur Folge hat (Kurven c der Abb. 9). Alle diese Befunde führen zu dem Schluß, daß die Atmungsbewegung der Grille *geregelt* wird und dem Atmungssystem ein *Regelgefüge* als *Funktionsprinzip* zugrunde liegt. Die Ergebnisse liefern aber noch kein klares Bild über die Aufgaben des Gehirnes. Es gilt daher zu klären, in welcher Weise das Gehirn in die Atmung eingreifen kann und weiter, ob in diesem Ganglion *„funktionsspezifische Apparate"* für die Atmung vorhanden sind oder nicht. Die Ausschaltversuche zwingen nicht zu einer solchen Annahme (vgl. WIGGLESWORTH 1931, 1953; TEN CATE 1931; ROEDER 1953).

Atmungseffekte bei lokaler elektrischer Reizung des Gehirnes

Bei der elektrischen Reizung engumgrenzter Bezirke im Protocerebrum von Feld- und Hausgrillen konnten bisher *vier* Atmungsreaktionen ausgelöst werden: Eine *Atmungsteigerung* oder eine *Hemmung ohne* Beeinflussung anderer Vorgänge und *Aktivierung* oder *Dämpfung* der Atmung zusammen mit einer *gleichsinnigen* Änderung der Lokomotion.

I. Dynamische Gesichtspunkte

Hier will ich die wichtigsten Ergebnisse über die Beziehungen zwischen den Reizgrößen (Intensität, Frequenz, Reizzeit) und den Daten der Reaktion (Rhythmus, Latenz, Nacheffekte) besprechen.

1. Atmungsrhythmus. Bisher wurde keine Hirnstelle gefunden, die bei Reizung die alternierende Folge von In- und Exspiration und die Zusammenarbeit der Segmente stört; die Frequenz der Atemzüge war in keinem Falle mit der Reizfrequenz synchronisiert. Dieses Ergebnis ist nach den Ausschaltversuchen zu erwarten und zu fordern. Störungen in der Zusammenarbeit der Muskeln und Bewegungsschübe im Reiztakt können im Bereich physiologischer Reizintensitäten nur bei Erregung motorischer Kerne oder ihrer efferenten Bahnen ausgelöst werden (HESS 1948, 1949, 1954). Diese Kerne liegen bei den Grillen im Abdomen. Bei hohen, unphysiologischen Intensitäten des Reizes reagierten die Tiere stets auf die gleiche Weise, mit einem exspiratorischen Atemstillstand. Auch zwischen dem Reizort, den Reizgrößen und den beiden Atmungstypen bestehen keine strengen Beziehungen.

2. Latenzzeit. Die Latenzzeiten für die ausgelösten Atmungseffekte variieren von Hirnpunkt zu Hirnpunkt und sind bei Reizung des gleichen Areals abhängig von der Reizstärke und der Reizfrequenz. Bei Erhöhung

der Reizstärke nimmt die Latenzzeit ab. Die Werte liegen innerhalb eines gewissen Bereiches auf einer Hyperbel (HUBER 1960), d. h. in diesem Bereich ist das Produkt aus Reizzeit und Reizstärke nahezu konstant. Die Streuung ist jedoch auch hier beträchtlich und läßt noch keine präzisen Aussagen über die quantitativen Beziehungen zwischen Stromstärke, Reizzeit und Latenz der Reaktion zu.

Reizort und Latenzzeit geben einige Anhaltspunkte über die funktionellen Beziehungen zwischen den gereizten Hirnstellen und den abdominalen Atmungsapparaten. Bei Reizung im *medianen* und *ventralen Neuropilem* des *Zentralkörpers* und im Ursprungsgebiet der *absteigenden Hirnbahnen*, z. B. im Balkenbereich der Pilzkörper und caudal, kommt die Atmungsreaktion nach kurzer Latenz in Gang (Werte: 0,5—5 sec). Wesentlich träger antwortet die Grille bei Reizung im *Brückengebiet*, entlang der Bahn des *Nervus corporis cardiaci 1*, in der Region der *Pilzkörper* und vor allem im Bereich der *einstrahlenden afferenten Hirnnerven* (Werte: 4—20 sec). Es scheint, daß nahezu alle aus dem Bereich der Hirnnerven und der dorsalen Region des Protocerebrums stammenden Impulse über Zentralkörper und Randgebiete zu den thorakalen und abdominalen Stellen geleitet werden. Die Latenzzeit sinkt, wenn die Elektrode vom Einstrahlungsgebiet des Nervus opticus über die Pilzkörper zum Zentralkörper vorgeschoben wird und ebenso, wenn die Spitze von den lateralen Regionen des Protocerebrums gegen die Hinmitte vordringt. Diese Vorstellung wird auch durch Koagulationsexperimente gestützt: Nach der Ausschaltung des Zentralkörpers sinkt die Frequenz deutlich ab, und das Tier beantwortet eine Störung erst viel später mit einer Frequenzsteigerung als im Normalfall.

3. Wiederholbarkeit des gleichen Effektes. Wird derselbe Hirnpunkt mehrmals in längeren Abständen gereizt, so bleibt die Reaktion bei Verwendung dünner Reizelektroden und denselben Reizgrößen qualitativ gleich. Das gilt nicht nur für die Atmung, sondern auch für wesentlich kompliziertere Verhaltensweisen (HESS 1954; v. HOLST 1958; HUBER 1959, 1960). Bei Änderung der Reizparameter, z. B. bei Erhöhung der Intensität des Reizes, wird das Gebiet der Reizwirkung vergrößert. Es werden mehr nervöse Elemente erregt, die auch anderen Funktionssystemen angehören können. Hier kann man eine gleiche Reaktion kaum mehr erwarten. Das gilt auch für Hirngebiete, die Elemente verschiedener Systemzugehörigkeit enthalten. Hier sind unter gleichen Start- und Reizbedingungen die Reaktionen nicht einheitlich. Einer Phase der Atmungssteigerung kann noch innerhalb derselben Reizperiode eine Hemmung folgen, die Reaktion also in ihr Gegenteil umschlagen. Die Kurven der Abb. 10 demonstrieren einen Fall von Atmungssteigerung und Hemmung beim gleichen Männchen, wobei die

Reizzeit konstant gehalten, die Stromstärke aber verdoppelt wurde. Bei höherer Intensität setzte sich die Hemmung durch.

4. Atmungssteigerung bei Reizung des Gehirnes. Die Kurven in den Abb. 11—13 zeigen eine Steigerung der Atmungsfrequenz während der Hirnreizung und die Abklingvorgänge nach Reizende. Im 1. Beispiel (Abb. 11) stammen die Meßwerte der 3 Kurven vom gleichen Tier und

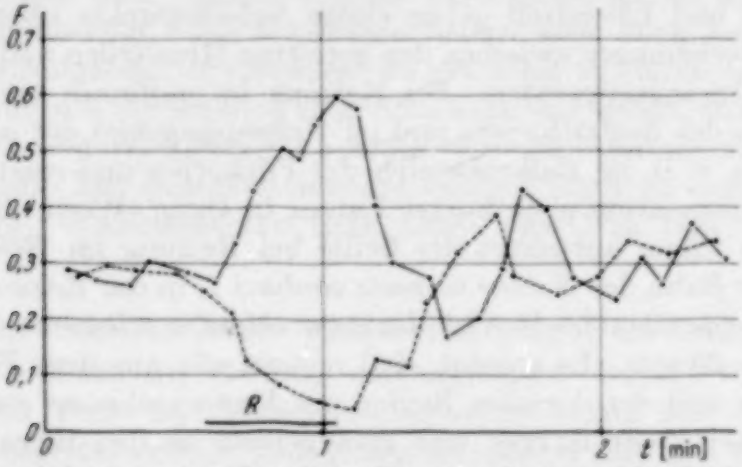

Abb. 10. Atmungssteigerung (ausgezogene Kurve) und Atmungshemmung (gestrichelte Kurve) während der elektrischen Reizung (*R*) des gleichen Hirngebietes mit verschiedener Reizstärke. Die Hemmung tritt bei Erhöhung der Reizintensität auf den doppelten Wert derjenigen der Steigerung ein

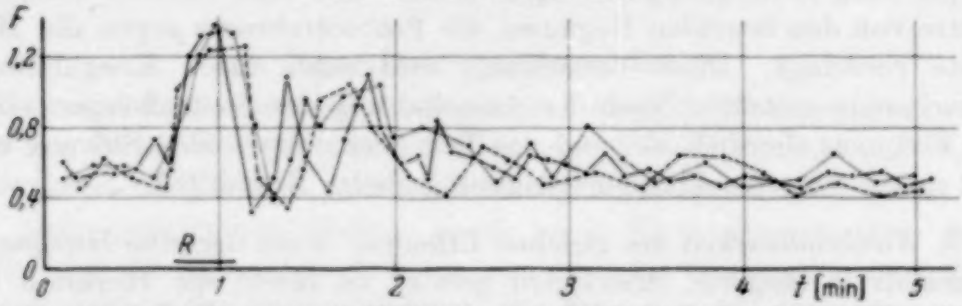

Abb. 11. Atmungssteigerung und Abklingvorgänge bei Reizung des gleichen Hirngebietes mit konstanten Reizparametern, 3mal wiederholt

zeigen den Frequenzverlauf während dreier aufeinanderfolgender Reizperioden, in denen alle Reizparameter konstant blieben. Im 2. Beispiel wurde gegenüber 1 nur die Reizzeit (Abb. 12), im 3. die Reizintensität geändert (Abb. 13).

Der Kurvenverlauf läßt folgende Aussagen zu: Die abdominalen Atmungsapparate der Grille sprechen bei einer Erregung desselben Hirngebietes mit gleichbleibenden Reizdaten mit annähernd gleicher Latenz und einem gleichen Anstieg in der Frequenz an. Bei gleicher Reizzeit wird dabei auch annähernd die gleiche obere Frequenz erreicht (Abb. 11). Bei längerdauernder Reizung (Abb. 12) antwortet das Tier nach einer anfänglichen Atmungsbeschleunigung mit einer *Gegenaktion:* Die kontinuierliche Atmung geht in den Cheyne-Stokesschen Typ über, Perioden

erhöhter Frequenz wechseln mit längeren Pausen ab. Bei Erhöhung der Reizstärke ändert sich zunächst — wie nicht anders zu erwarten — die Latenzzeit. Die Frequenz steigt wesentlich schneller an (Abb. 13), aber auch hier versucht das Tier eine *Hyperventilation* zu vermeiden.

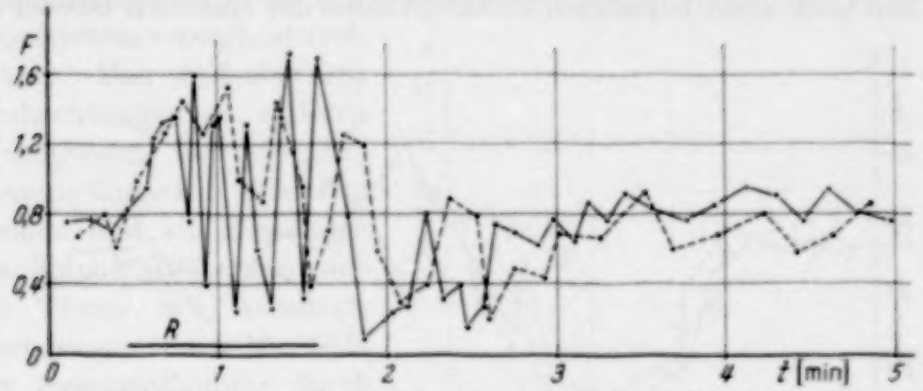

Abb. 12. Atmungssteigerung und Abklingvorgänge bei Reizung des gleichen Hirngebietes. Reizzeit verlängert. Kurven demonstrieren die Oszillationen in der Atmungsfrequenz während der Reizung

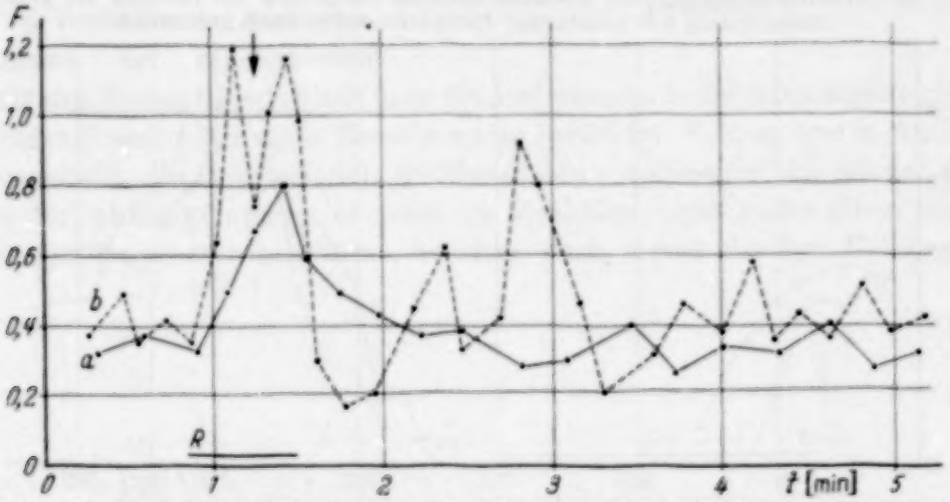

Abb. 13. Atmungssteigerung und Abklingvorgänge bei Reizung des gleichen Hirngebietes: a) im Bereich der Schwellenstromstärke (= 6 μA) und b) bei doppelter Reizstärke. Zu beachten ist der Frequenzabfall bei Reizung mit höherer Strömstärke (↓)

Nach Reizende sinkt die Atmungsfrequenz bei kurzer Reizdauer und im Bereich der Schwellenstromstärke langsam auf den Ausgangswert ab (Kurve b in Abb. 13). In den meisten Fällen jedoch antwortet das Atmungssystem mit *polyphasischen Nacheffekten*, d. h. mehr oder wenig langdauernden Oszillationen in der Frequenz (Abb. 11—13). Bei Reizzeiten zwischen 20 und 40 sec und Stromstärken zwischen 5 und 25 μA wird die Ausgangsfrequenz nach 2,5—4 min erreicht.

Da sich die Grille in den geschilderten Beispielen während der Reizung nicht bewegte, so ist auch ihr Stoffwechsel nicht beträchtlich geändert worden. Es ist daher die Gegenaktion bei der Atmungssteigerung

während der Reizung zu erwarten. Das Tier versucht, die auf das System einwirkende Störgröße zu kompensieren, was natürlich bei fortdauernder Reizung nur für kurze Zeit und ungenügend gelingen kann. Der Zeitpunkt für das Einsetzen dieser Rückregelung hängt von den Reizgrößen und den noch nicht bekannten Zeitkonstanten der einzelnen Glieder des

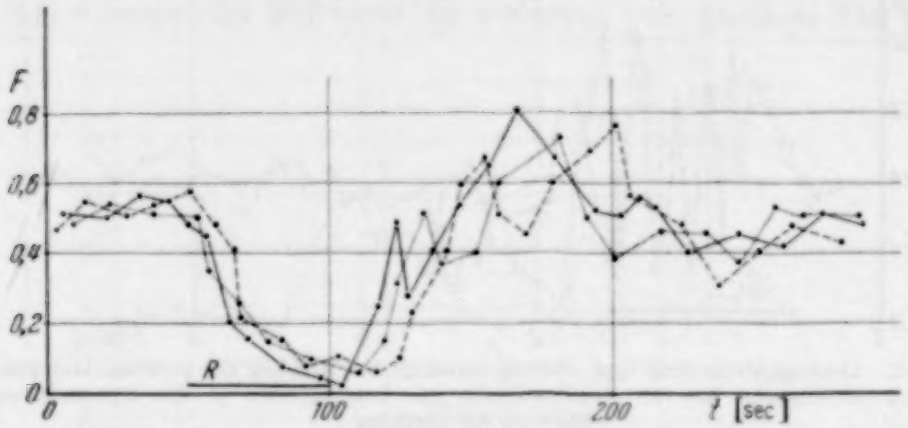

Abb. 14. Atmungshemmung und postinhibitorische Steigerung bei Reizung des gleichen Hirngebietes mit konstanten Reizparametern, 3fach wiederholt

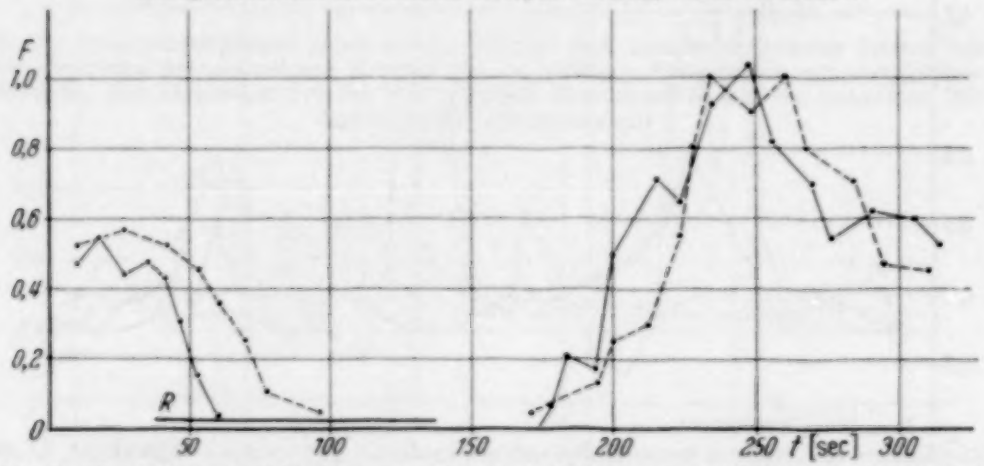

Abb. 15. Verstärkung und Verlängerung der Atmungshemmung und der postinhibitorischen Steigerung bei Reizung mit verlängerter Reizzeit

Regelsystems ab. Auch die polyphasischen Abklingvorgänge sind Kompensationsleistungen des gesamten nervösen Atmungsapparates. Ungeklärt bleibt, durch welche Faktoren die obere Grenze der Atmungsfrequenz bestimmt wird. Zu einem Teil spielt sicherlich die Trägheit des nervösen und motorischen Apparates im Abdomen mit.

5. Atmungshemmung bei Reizung des Gehirnes. Für das Verhalten des Atmungssystems bei zentral induzierter Hemmung (Abb. 14—16) gilt in vielen Punkten das über die Atmungssteigerung Gesagte, aber mit *umgekehrtem Vorzeichen*. Latenzzeit, Grad und Dauer der Hemmung hängen von der Reizstärke und der Reizzeit ab (Abb. 15, 16), bei gleichen Reizparametern ist der Reaktionsverlauf sehr ähnlich (Abb. 14). Nach

Reizende tritt stets eine *postinhibitorische Phase* der *Frequenzsteigerung* auf, die mit zunehmender Hemmung größer wird oder länger andauert.

In einem Punkte aber unterscheiden sich diese Reaktionen grundlegend von der Atmungssteigerung. Selbst bei sehr lange dauernder Hemmung antwortet das Tier *nicht* mit einer Gegenaktion. Warum hier das Regelsystem versagt, ist noch unklar. Man weiß aber aus Beobachtungen an anderen Orthopteren, daß sie ihre Atmung lange Zeit einstellen können und aus Messungen von KROGH (1941), daß auch bei Tieren mit Atmungsbewegungen etwa 10—50% der Sauerstoffzufuhr durch Diffusion über die Haut gedeckt werden.

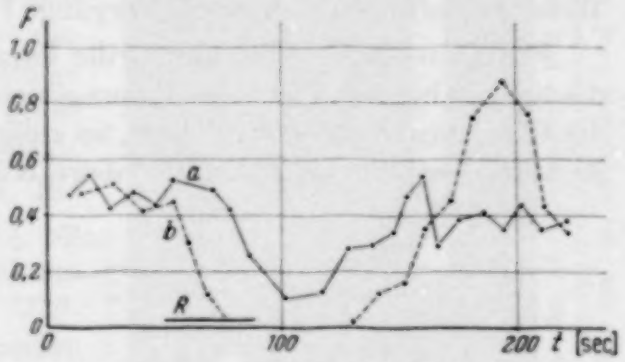

Abb. 16. Atmungshemmung bei Reizung des gleichen Hirngebietes: a) im Bereich der Schwellenstromstärke (= 8 μA) und b) bei der doppelten Reizstärke

6. Verhalten des Atmungssystems bei repetierender Reizung. Bisher habe ich nur über die Änderungen in der Atmungsfrequenz während und nach einer Einzelreizung berichtet. Folgen, wie in Abb. 17 dargestellt, die Reizperioden in Abständen aufeinander, die kürzer sind als der Abklingvorgang, so wird die Reaktion nicht mehr allein durch die Reizparameter bestimmt, sondern auch durch die bei Reizbeginn

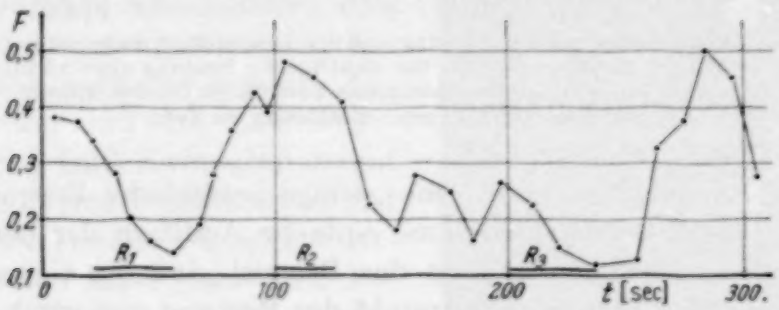

Abb. 17. Frequenzverlauf bei Reizung des gleichen Hirngebietes in kurzen Abständen. Kurvenerklärung im Text

herrschende *Phasenlage* des Abklingvorganges. Setzt der 2. Reiz in der Phase der postinhibitorischen Frequenzsteigerung ein (R_2 in Abb. 17), so treten Hemmung und kompensatorische Steigerung in Konkurrenz. Latenzzeit und Grad der Hemmung sind verschieden von der ersten Reaktion. Umgekehrt kann das Atmungssystem schneller gedämpft werden, wenn der nächste Reiz in die Phase verminderter Atmung fällt (R_3, Abb. 17). Mit anderen Worten: Innerhalb der Abklingvorgänge, die in der Regel 3—4 min dauern, treten Überlagerungen auf zwischen

der durch den Reiz ausgelösten Reaktion und der Phasenlage des Regelsystems, das der Atmung zugrunde liegt.

7. Atmung und motorische Aktivität im Reizversuch. Ich erwähnte, daß bei der Reizung bestimmter Hirnareale zusammen mit Atmungseffekten auch die motorische Aktivität geändert werden kann. In welcher Weise beeinflussen sich beide Vorgänge?

Versuchsreihe I. Wird die Grille kurz vor der elektrischen Reizung, die beim ruhenden Tier eine Atmungssteigerung auslöst, durch Berühren der Cerci zum Laufen stimuliert, so steigt während der Lokomotion die Atmungsfrequenz an (Abb. 18, obere Kurve). In dieser Phase löst die

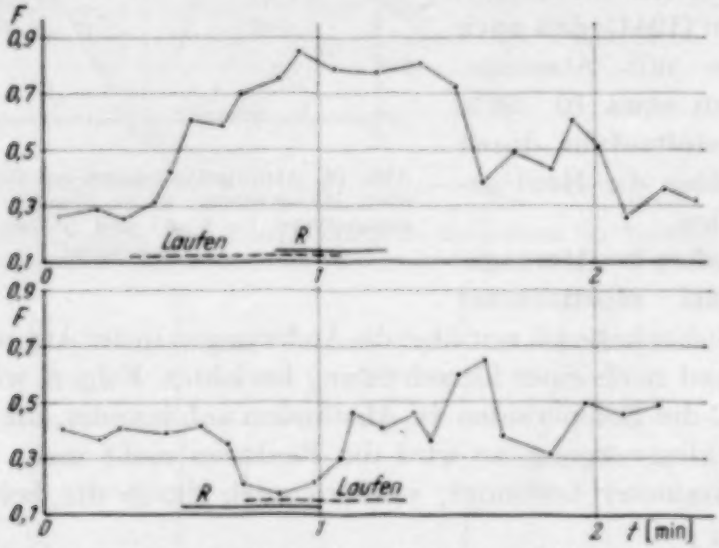

Abb. 18. Beziehungen zwischen der Atmung und der Lokomotion während der elektrischen Reizung. Obere Kurve: Laufen setzt vor der elektrischen Reizung ein und klingt während der Reizung ab; untere Kurve: Atmungshemmung wird durch Laufen während der Reizung teilweise aufgehoben. Erklärung im Text

elektrische Reizung nur mehr eine geringe zusätzliche Frequenzsteigerung aus, die im Betrag nicht eine einfache Addition der beiden Teilreaktionen ist. Gleichzeitig zeigt das Beispiel, daß die Gegenregelung ausfällt, wenn das Tier zum Zeitpunkt der Reizung motorisch aktiv ist. Und noch ein weiteres Ergebnis ist aus der Kurve zu entnehmen: Eine gesteigerte Atmung muß keineswegs Vorbedingung für die Lokomotion sein, das Laufen kann — wie in Abb. 18 — während der Reizung eingestellt werden.

Versuchsreihe II. In einzelnen Fällen kann die Grille auch während einer zentralen Atmungshemmung zum Laufen bewegt werden (Abb. 18, untere Kurve). Hier treten wiederum 2 Reaktionen, die beide auf das gleiche System einwirken, in Konkurrenz. Die Atmungshemmung wird durch Lokomotion mehr oder weniger vollständig aufgehoben. Dieser Versuch leitet zu einer weiteren Frage über: Wird durch eine Atmungshemmung im Reizversuch, die eine Drosselung der Sauerstoff-

zufuhr nach sich zieht, zwangsläufig die Lokomotionsaktivität herabgesetzt?

Versuchsreihe III. Grillen und Schaben wehren bei mechanischer Reizung der Sinneshaare auf den Analcerci mit dem Hinterbein der gleichen Seite ab und laufen einige Schritte. Die Reaktion ist ein guter Indikator, um komplexe zentrale Hemmungsvorgänge zu prüfen. Bei Tieren mit Atmungshemmung im Reizversuch wurde vor, während und nach der Hirnreizung ein Analcercus in regelmäßigen Abständen mechanisch stimuliert. Abb. 19 zeigt Auszüge aus 2 Protokollen. Im 1. Kymogramm geben die weißen Blöcke in der oberen Linie Beginn und Ende der Lokomotion an, die Signalmarken auf der zweiten Linie den Cercusreiz, jene auf der dritten Linie die Dauer der Hirnreizung und auf der vierten die Zeitmarken. Dieses Protokoll demonstriert, daß neben der Atmungsbewegung bei der Reizung auch die gesamte Abwehrreaktion und das Laufen gehemmt wird. Im 2. Kymogramm sind Cercusreiz (kurze Signalmarke) und Lokomotion (weißer Block) auf derselben oberen Linie registriert. Die Dauer der Hirnreizung ist auf der zweiten, die Zeitmarken sind auf der dritten Linie vermerkt. Hier liegt ein Fall vor, bei dem während der Reizung nur die Atmung gehemmt wurde.

In diesen Versuchen mit relativ kurzer Reizzeit (20—40 sec) kann der Einwand, die Lokomotion sei sekundär, durch Drosselung der Sauerstoffzufuhr und des Stoffwechsels gehemmt worden, als unbegründet

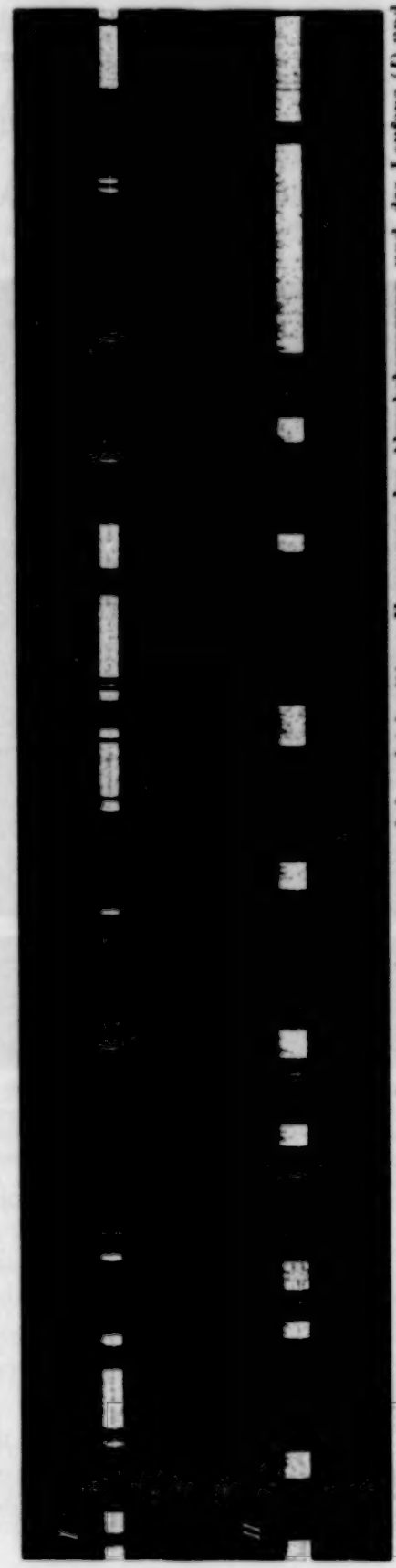

Abb. 19. Kymogramme zur Demonstration der Atmungshemmung und der gleichzeitigen Hemmung der Abwehrbewegung und des Laufens (*I*) und der Atmungshemmung ohne Beeinflussung der Lokomotion (*II*). *1* Signalmarken für die Lokomotion, *2* Signalmarken für den Cercusreiz, *1 + 2* Lokomotion (weißer Block) und Cercusreiz (kurzes Signal), *3* Hirnreizung, *4* Zeitmarken im Abstand von 1 sec (oben) und 5 sec (unten)

zurückgewiesen werden. Es sprechen zudem alle Versuche dagegen, die nicht zu einer Hemmung der Abwehrreaktion führten. Es gibt also im Gehirn *Stellen* mit der *speziellen* Aufgabe, die Atmungsbewegung zu dämpfen, und solche mit einer *allgemeinen Drosselung* der motorischen Aktivität. Gleichzeitig beweisen meine Ergebnisse die von ROEDER (1948) postulierte Hemmung der Abwehrbewegung durch übergeordnete Stellen im ZNS.

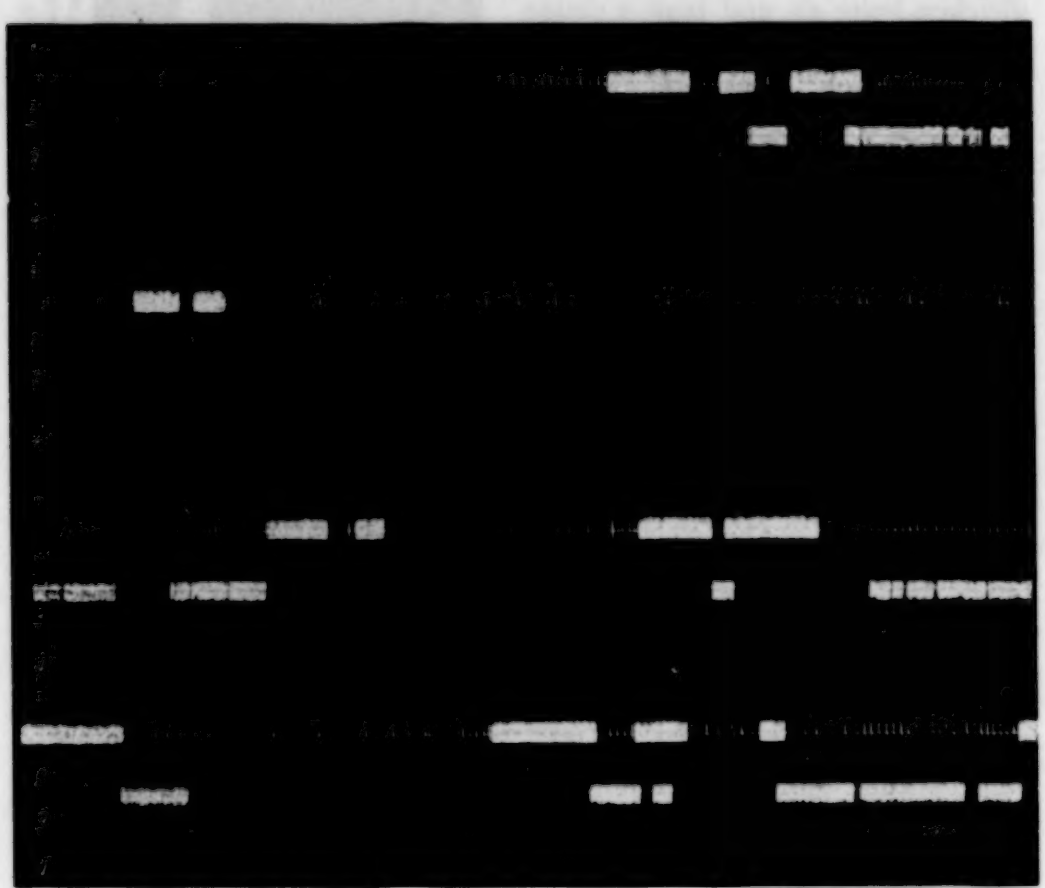

Abb. 20. Kymogramme zur Demonstration der Dämpfung der Atmung und der motorischen Aktivität und der postinhibitorischen Steigerung aller Bewegungsvorgänge. *1* Atmung und Lokomotion (weiße Blöcke), *2* Singen, *3* Hirnreizung, *4* Zeitmarken im Abstand von 5 sec. Fortlaufende Registrierung, wobei der elektrische Reiz in verschiedenen Phasen der postinhibitorischen Aktivität gegeben wurde. Bei *1''* während des Laufens, bei *2'''* während des Singens

Wird während der Reizung die motorische Aktivität des Tieres gedämpft, so treten nach dem Abklingen der Hemmung und vielfach gleichzeitig mit der postinhibitorischen Frequenzsteigerung in der Atmung, Fühler- und Palpenbewegungen, Laufen und seltener Singen auf (Kymogramm der Abb. 20). Diese poststimulatorische Aktivität kann nach wiederholter Reizung mit Hemmung derart ansteigen, daß die Tiere erst nach 10—20 min zur Ruhe kommen. Die neurophysiologischen Vorgänge dieser Nacheffekte sind noch nicht geklärt.

Elektrophysiologische Befunde deuten darauf hin, daß Neurone nach einer Hemmung ihrer Aktivität mit einer *verstärkten Nachentladung* antworten (Eccles 1953, 1957; Bullock 1957).

II. Topographische Gesichtspunkte

Die in die Hirnschemata (Abb. 21a und b) eingetragenen Symbole kennzeichnen Reizstellen in frontaler (Abb. 21a) und sagittaler (Abb. 21b) Projektion, die bei elektrischer Erregung die Atmungsfrequenz des Tieres erhöhen (●), vermindern (○), oder die allgemeine Aktivität zusammen mit der Atmung steigern (◐) oder hemmen (◬).

Diese Reizstellen verteilen sich über *große* Gebiete des 1. Hirnabschnittes (Protocerebrum = PC); sie sind *nicht* auf *bestimmte Kern-* oder *Neuropilembezirke* im Gehirn beschränkt. Mit anderen Worten: Die Atmungsbewegung kann im Mündungsgebiet der afferenten Hirnnerven, z. B. der einstrahlenden optischen Bahnen, ebenso beeinflußt werden, wie im Neuropilem der Brücke und des Zentralkörpers, den Neuronenverbänden der Pilzkörper und im Bereich der absteigenden Bahnen. Über die Änderung der Latenzzeit habe ich bereits gesprochen.

Topographisch können jedoch *zwei* größere Hirngebiete abgegrenzt werden, wenn man zwischen einer reinen Atmungsregulation und einer Kontrolle der allgemeinen Aktivität des Tieres unterscheidet. Reizstellen am unteren Rande der *Pars intercerebralis*, im *Brücken-* und im *dorsalen Zentralkörperbereich* und entlang der Bahn des *Nervus corporis cardiaci 1* regulieren selbst bei höherer Reizstärke, d. h. bei Ausdehnung der Reizwirkung, *nur* die Atmung. Stellen in den anderen Gebieten des Protocerebrums aktivieren oder hemmen Atmung und motorische Aktivität. Abb. 21b zeigt die Verteilung der Reizpunkte im 1. Areal.

Wir können nun zu der Frage Stellung nehmen, ob im Gehirn der Grillen Apparate zur Regulation der Atmung vorhanden sind oder nicht. Sie ist mit *ja* zu beantworten. Es muß allerdings einschränkend gesagt werden, daß die verantwortlichen Neurone *nicht* in einem *klar abgegrenzten* Hirngebiet lokalisiert sind. Bei der in der Neurophysiologie auch heute noch üblichen *Definition* des *„nervösen Zentrums"*, als eines auch topographisch abgegrenzten Bezirkes einheitlicher Funktion, würde man dieses Areal *nicht* als übergeordnetes Atmungszentrum bezeichnen.

Über die Grundlagen der nervösen und hormonalen Steuerung des Stoffwechsels der Insekten ist noch zu wenig bekannt. Man kann daher heute noch nicht mit Sicherheit sagen, ob der elektrische Reiz im Gebiet der Pars intercerebralis und entlang der Bahn des Nervus corporis cardiaci, der die Hormondrüsen innerviert, primär über eine Hormonausschüttung den Stoffwechsel und mit ihm die Atmung beeinflußt oder ob dieses Hirngebiet ausschließlich auf nervösem Wege zusammen

mit dem USG die thorakalen und abdominalen Atmungsapparate reguliert. Die Schnelligkeit der Antwort spricht für eine nervöse Steuerung.

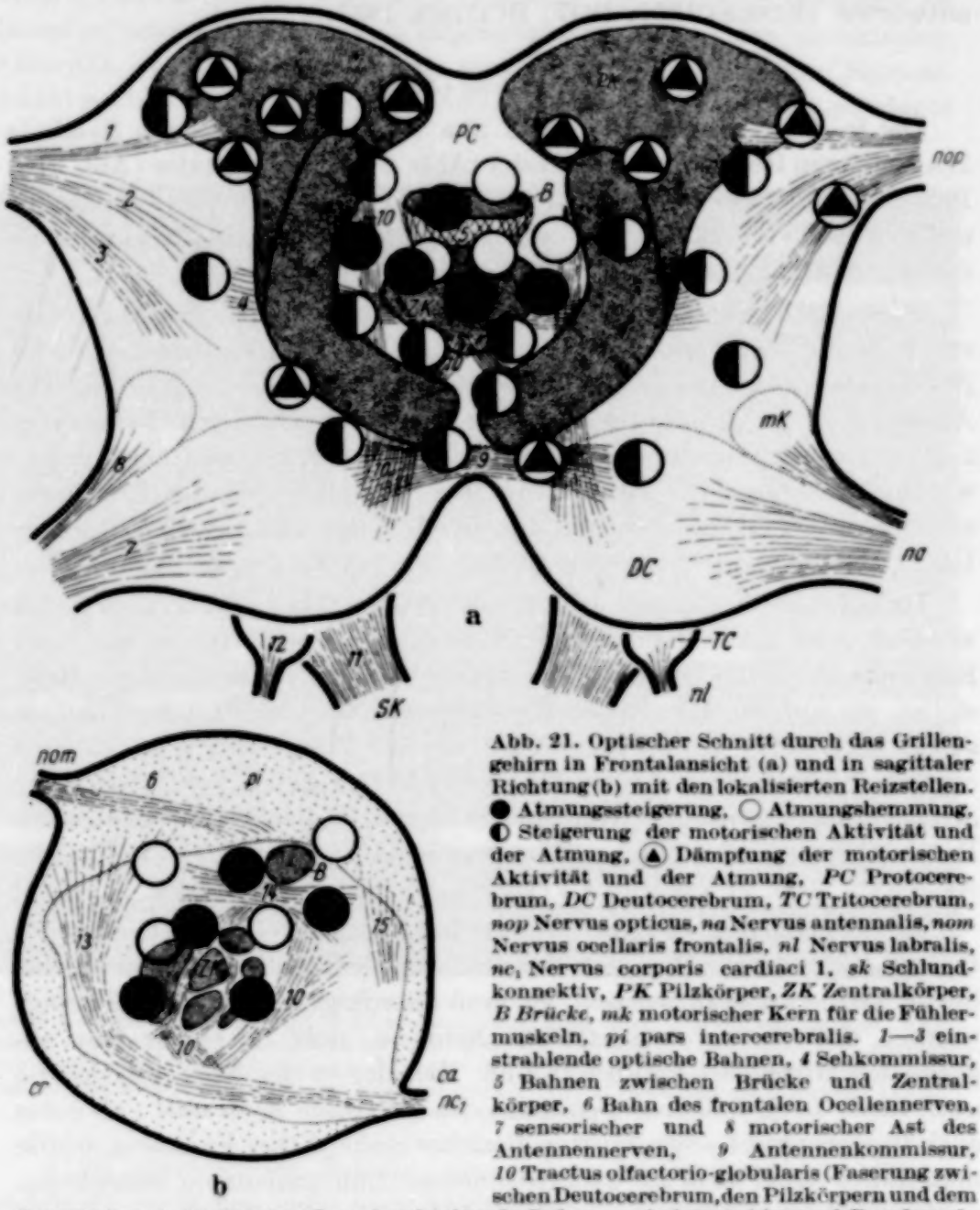

Abb. 21. Optischer Schnitt durch das Grillengehirn in Frontalansicht (a) und in sagittaler Richtung (b) mit den lokalisierten Reizstellen. ● Atmungssteigerung, ○ Atmungshemmung, ◐ Steigerung der motorischen Aktivität und der Atmung, ▲ Dämpfung der motorischen Aktivität und der Atmung, *PC* Protocerebrum, *DC* Deutocerebrum, *TC* Tritocerebrum, *nop* Nervus opticus, *na* Nervus antennalis, *nom* Nervus ocellaris frontalis, *nl* Nervus labralis, nc_1 Nervus corporis cardiaci 1, *sk* Schlundkonnektiv, *PK* Pilzkörper, *ZK* Zentralkörper, *B Brücke*, *mk* motorischer Kern für die Fühlermuskeln, *pi* pars intercerebralis. *1*—*3* einstrahlende optische Bahnen, *4* Sehkommissur, *5* Bahnen zwischen Brücke und Zentralkörper, *6* Bahn des frontalen Ocelliennerven, *7* sensorischer und *8* motorischer Ast des Antennennerven, *9* Antennenkommissur, *10* Tractus olfactorio-globularis (Faserung zwischen Deutocerebrum, den Pilzkörpern und dem Zentralkörper), *11* absteigende und aufsteigende Bahnen zwischen Gehirn und Bauchmark, *12* Fasern des Nervus labralis und des Frontalkonnektivs (Verbindung zum vorderen Eingeweidenervensystem), *13* Bahn des Nervus corporis cardiaci 1, *14* Faserzug zwischen frontaler und caudaler Region des Protocerebrums, *15* Ursprungsgebiet absteigender Bahnen. *ca* caudal, *cr* kranial

Topographisch und funktionell bestehen Parallelen zwischen dem Grillengehirn und dem Stammhirn der Säuger. Hier wie dort liegen die verantwortlichen Reizstellen für eine Atmungssteigerung und Hemmung über weite Areale verstreut

und gehören anatomisch verschiedenen Schichten des ZNS an. Punkte mit Atmungssteigerung sind durchsetzt von solchen, die hemmen oder andere Funktionen steuern. Bei den Wirbeltieren ist der Koordinationsapparat für die Atmungsbewegung in enger begrenzten Gebieten der Medulla oblongata lokalisiert (Wyss 1954 u. a.); bei den Grillen liegen die Apparate mit den gleichen Aufgaben in den abdominalen Ganglien. Die vorderen Abschnitte des Stammhirnes der Säuger (Hess 1948, 1954) und Regionen im Gehirn und USG der Grillen beherbergen daher nicht primär koordinierende, sondern übergeordnete regulierende Apparate für die Atmung, die außerdem diese vegetative Funktion mit anderen Vorgängen koppeln.

Atmungseffekte nach der Koagulation

Die Atmungsbewegung der Grillen gehört zusammen mit Vorgängen, die das Gleichgewicht und die Körperhaltung stabilisieren, zu den

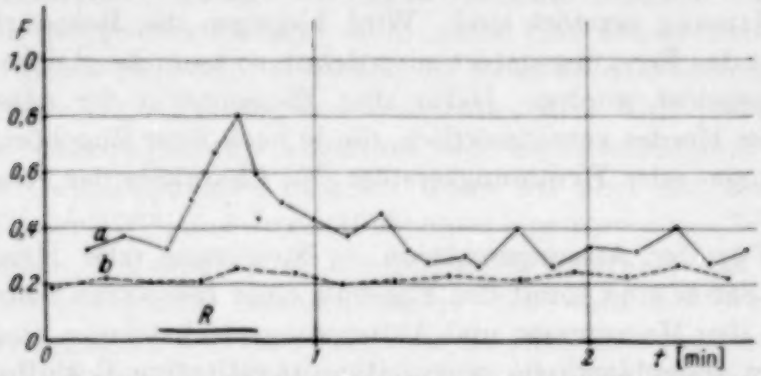

Abb. 22. Atmungssteigerung und Ausfall bei Reizung des gleichen Hirngebietes vor (*a*) und nach (*b*) der Koagulation

tonischen Mechanismen (v. Holst 1958). Das heißt: Die verantwortlichen nervösen Apparate sind *dauernd* tätig. Reizung und Ausschaltung können nur die Aktivitätslage verschieben. Werden daher Hirngebiete zerstört, die an der Atmungssteuerung beteiligt sind, so tritt nur eine vorübergehende Störung in der Regulation ein.

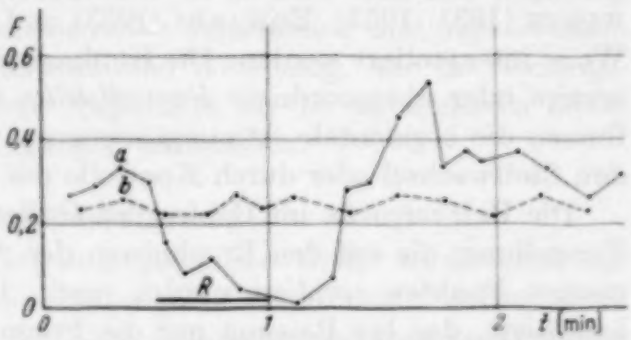

Abb. 23. Atmungshemmung und Ausfall dieser Hemmung bei Reizung des gleichen Hirngebietes vor (*a*) und nach der Koagulation (*b*).

Kleine Koagulationsherde im Protocerebrum der Grillen verändern die Frequenz und Amplitude der Atmungsbewegung nicht. Dieses Ergebnis steht in vollem Einklang mit anderen Ausschaltversuchen. In allen diesen Fällen können andere noch intakt gebliebene Stellen stellvertretend einspringen, und zwar bereits nach sehr kurzer Zeit. Nur nach der Exstirpation *beider Pilzkörper* steigt die Atmungsfrequenz zusammen mit der lokomotorischen

Aktivität über längere Zeit beträchtlich an (HUBER 1955, 1959, 1960); diese Stellen üben unter normalen Bedingungen eine ständige Dämpfung aus. Das Gegenteil tritt ein, wenn der *gesamte Zentralkörper* außer Funktion gesetzt wird: Atmungsfrequenz und motorische Aktivität werden vorübergehend vermindert. Beide Systeme sind daher wichtige Regulatoren der gesamten Aktivität des Tieres.

Da die Koagulation allein in der Regel kein Ergebnis zeigte, wurde der zerstörte Hirnbezirk erneut gereizt. Die Kurven in den Abb. 22 und 23 demonstrieren je ein Beispiel über die Änderung in der Atmung vor und nach der Koagulation bei Reizung des gleichen Punktes mit gleichen Reizparametern. Der Ausfall der Steigerung oder Hemmung zeigt, daß im Gebiet der Reizwirkung die verantwortlichen Neurone für die Atmung zerstört sind. Wird hingegen die Reizstärke erhöht und damit das Erregungsgebiet ausgedehnt, so kann die gleiche Reaktion erneut ausgelöst werden. Dafür sind Elemente in der näheren Umgebung des Herdes verantwortlich, die je nach ihrer Zugehörigkeit zum Aktivierungs- oder Hemmungssystem den Charakter der Reaktion bestimmen.

Der *Typ* der Atmungsreaktion — Steigerung oder Hemmung — und ihre *Stärke* sind somit das Ergebnis eines *komplexen zentralen Vorganges*, in den Hemmungs- und Aktivierungsmechanismen eingeschaltet sind. Ihre augenblickliche gegenseitige quantitative Beeinflussung bestimmt den Ablauf der Reaktion.

Diskussion der Reiz- und Koagulationsversuche

Über die Bedeutung der Kopfganglien bei der Regulation der Atmungsbewegung der Insekten liegen Ergebnisse vor, die von WIGGLESWORTH (1931, 1953), EDWARDS (1953) und ROEDER (1953) in folgender Weise interpretiert werden: Die Kopfganglien enthalten *keine Atmungszentren* oder übergeordnete *Kontrollstellen* für die Atmung. Sie beeinflussen die segmentale Atmungsbewegung *nicht direkt*, wohl aber über den Stoffwechsel oder durch Kontrolle des Muskeltonus.

Die Reizversuche im Gehirn der Grillen zeigen dagegen, daß diese Vorstellung, die auf den Ergebnissen der Ausschaltversuche basiert, in *einigen* Punkten *revidiert* werden muß. Im Gehirn wurde ein Areal lokalisiert, das bei Reizung nur die Frequenz und Amplitude der Atmungsbewegung moduliert. Zahlreiche andere Stellen üben dagegen einen indirekten Einfluß aus, indem sie die Atmung zusammen mit der motorischen Tätigkeit des Tieres kontrollieren. Eine sekundäre Beeinflussung der Frequenz der Atemzüge durch gleichzeitige Änderung des Tonus in der abdominalen Muskulatur wird auch für die Grillen angenommen. Solange jedoch elektrophysiologisch nicht nachgewiesen ist, daß die Regulationsapparate in den Kopfganglien *keine direkte* Ver-

bindung zu den autorhythmisch tätigen segmentalen Stellen besitzen, kann der ersten Vorstellung die Gegenvorstellung gegenübergestellt werden: Die Neurone in den Kopfganglien modulieren bei Reizung direkt den Rhythmus der nervösen Entladung in den abdominalen Ganglien. Vorversuche an Grillen mit Reizung des Gehirnes und der gleichzeitigen Registrierung der Entladungen im 4. Abdominalganglion weisen in die Richtung der zweiten Vorstellung.

Die Feststellung von Roeder (1953, p. 466), das Gehirn enthalte keine Atmungszentren, weil das Tier auch nach der Ausschaltung fähig ist, koordiniert zu atmen und auf Stoffwechsel- oder Aktivitätsänderungen entsprechend zu reagieren, steht und fällt mit dem *Begriff* des *nervösen Zentrums*. Solange wir unter Zentrum lediglich ein einheitliches morphologisches Gebilde, d. h. einen klar abgegrenzten Bezirk mit einheitlicher Funktion, verstehen, ist Roeders Auffassung gerechtfertigt. Diese enge Fassung des Zentrenbegriffes wird jedoch in der modernen Neurophysiologie abgelehnt, weil sie ausschließlich von anatomischen Gesichtspunkten ausgeht. Wenn wir aber mit Hess (1935, 1954), v. Holst (1958) und Jung (1953) unter einem nervösen Zentrum ein *Verarbeitungs-*, *Ordnungs-* und *Kontrollsystem* innerhalb des ZNS verstehen und gleichzeitig berücksichtigen, daß *nicht* der *Ort* der zum Zentrum vereinigten nervösen Elemente im ZNS entscheidend ist, sondern ihre *Verknüpfung* und *Interaktion*, dann ist die Feststellung — es gibt in den Kopfganglien keine Atmungszentren — weder richtig noch falsch.

Die Ergebnisse in dieser Arbeit haben gezeigt, daß der Atmungsbewegung ein *nervöses Koordinations-* und *Regulationssystem* zugrunde liegt, das *große Teile des ZNS* umfaßt. Es ist zwar eine Arbeitsteilung zu erkennen, zwischen *koordinierenden segmentalen* und *regulierenden übergeordneten* Stellen. Beide aber sind notwendig, um die Atmungsbewegung des Tieres in jedem Augenblick an die wechselnden Stoffwechsel- und Aktivitätsbedingungen anzupassen.

Zusammenfassung

1. Die abdominale Atmungsbewegung der Grille wird durch die Zusammenarbeit aller Hinterleibsganglien koordiniert. Jedes dieser Ganglien ist auch isoliert in der Lage, in dem zugehörigen Segment den Ex- und Inspirationsvorgang aufrechtzuerhalten. Die Impulse zur Atmungsmuskulatur und zu den Stigmen werden über die drei aus dem Ganglion entspringenden Nerven geleitet.

2. Bewegungsablauf, Rhythmus, Muskulatur und Innervation werden beschrieben.

3. Nach Halbierung des Segmentganglions fällt die Atmungsbewegung in dem zugehörigen Segment aus. Die verantwortlichen Neurone sind

daher durch Querverbindungen miteinander verknüpft, und diese Koppelung ist für die synchrone Entladung beider Ganglienhälften notwendig.

4. Die modulierenden Impulse gelangen auf beiden Konnektivbahnen annähernd gleichzeitig zu den Ganglien. Im Bereich des abdominalen Bauchmarks findet keine Überkreuzung der Fasern statt. Es wird die Vermutung ausgesprochen, daß zur Impulsübertragung Interneurone verwendet werden, die mit allen abdominalen Ganglien Synapsen bilden.

5. Das Unterschlundganglion nimmt im gesamten nervösen Atmungssystem der Grille eine entscheidende Stelle ein. Nach seiner Ausschaltung sinkt die Atmungsfrequenz bedeutend ab und bleibt gesenkt. Das Ganglion wird — analog dem 1. Thorakalganglion der Libellen (MATULA 1911) — als „Schrittmacher" bezeichnet. In welcher Weise es den segmentalen Apparaten den Takt aufzwingt, ist noch ungeklärt.

6. Bei lokaler Reizung in verschiedenen Abschnitten des Protocerebrums konnten Atmungseffekte ausgelöst werden. Das Tier antwortete bei Reizung des gleichen Gebietes in gleicher Weise. Vier Gruppen von Reaktionen wurden beobachtet: Atmungssteigerung und Atmungshemmung ohne Beeinflussung anderer Vorgänge und Steigerung oder Hemmung der Atmung und der motorischen Aktivität.

7. Topographisch können 2 Felder abgegrenzt werden: Das erste umfaßt das Gebiet der Pars intercerebralis, die Brücke, den dorsalen Rand des Zentralkörpers und den Tractus corporis cardiaci. Reizstellen in diesem Areal modulieren auch bei höherer Reizstärke nur die Frequenz und Amplitude der Atmungsbewegung. Das zweite Feld umfaßt das restliche Protocerebrum. Es aktiviert oder hemmt Atmung und motorische Tätigkeit.

8. Bei länger dauernder zentral induzierter Atmungssteigerung antwortet das Tier mit einer Gegenreaktion während der Reizung. Die Frequenz wird vorübergehend gesenkt. Dieser Vorgang der Gegenregelung fehlt bei der Atmungshemmung.

9. Nach Reizende treten polyphasische Abklingvorgänge auf, wobei die Ausgangsfrequenz sowohl bei einer Atmungssteigerung als auch bei einer Hemmung nach 3—4 min erreicht wird. Diese Vorgänge entsprechen den Regelschwingungen technischer Systeme.

10. Es werden Versuche beschrieben, die zeigen, daß nicht in allen Fällen eine Atmungssteigerung oder Hemmung eine gleichsinnige Beeinflussung der Lokomotion nach sich ziehen muß.

11. Nur nach der Ausschaltung der Pilzkörper wird die Atmungsfrequenz zusammen mit der motorischen Aktivität gesteigert, nach Zerstörung des Zentralkörpers werden beide Vorgänge gedämpft. Kleine Herde im Gehirn nehmen keinen Einfluß auf die Regulation der Atmung, obgleich dort die verantwortlichen Neurone ausgefallen sind.

12. Die Feststellung, es gäbe in den Kopfganglien keine übergeordneten Atmungszentren, ist irreführend. In dieser Arbeit wird der Beweis erbracht, daß zur Koordination und Regulation der Atmung größere Gebiete des ZNS zusammenarbeiten, die in ihrer Gesamtheit den nervösen Atmungsapparat darstellen.

Literatur

Adrian, E. D.: Potential changes in the isolated nervous system of Dytiscus marginalis. J. Physiol. (Lond.) **72**, 132—151 (1931).

Albrecht, F. O.: The anatomy of the migratory locust. University of London: The Athlone Press 1953.

Babak, E.: Die Mechanik und Innervation der Atmung. In Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, S. 362—521. 1921.

Barlow, F.: Observations on the respiratory movements of insects. Phil. Trans. B **145**, 1—139 (1855).

Bullock, T. H.: Neuronal integrative mechanisms. Rec. Adv. Invertebrate physiology. University of Oregon, S. 1—20. 1957.

Burkhardt, D.: Die Eigenschaften und Funktionstypen der Sinnesorgane. Ergebn. Biol. **22**, 226—267 (1960).

Case, J. F.: Neural basis of insect spiracular function. Anat. Rec. **124**, 270 (1956).

Case, J. F.: The median nerves and cockroach spiracular function. J. ins. Physiol. **1**, 85—94 (1957).

Contejean, M. Ch.: Sur la respiration de la sauterelle. C.R. Acad. Sci. (Paris) **111**, 361 (1890).

Cook, P. M.: Observations on giant fibres of the nervous system of *Locusta migratoria*. Quart. J. micr. Sci. **92**, 297—305 (1951).

Eccles, J. C.: The neurophysiological basis of mind. Oxford: Clarendon Press 1953.

Eccles, J. C.: The physiology of nerve cells. London: Oxford Univ. Press 1957.

Edwards, G. A.: Respiratory mechanisms. Insect physiology (ed. K. D. Roeder. New York 1953.

Ewing, H. Z.: The functions of the nervous system with special regard to respiration in Acrididae. Kansas Univ. Sci. Bull. **2**, 305—319 (1904).

Finlayson, L. H., and O. Lowenstein: The structure and function of abdominal stretch receptors in insects. Proc. roy. Soc. B **148**, 433—449 (1958).

Fraenkel, G.: Untersuchungen über die Koordination von Reflexen und automatisch nervösen Rhythmen bei Insekten. I. Die Flugreflexe der Insekten und ihre Koordination. II. Die nervöse Regulation der Atmung während des Fluges. III. Das Problem des gerichteten Atemstromes in den Tracheen der Insekten. IV. Über die nervösen Zentren der Atmung und die Koordination ihrer Tätigkeit. Z. vergl. Physiol. **16**, 371—462 (1932).

Hamilton, A. G.: The mechanism of respiration of locust and its bearing on the problem of inhalation of poison dusts. Bull. ent. Res. **28**, 53—68 (1957).

Hess, W. R.: Kritisches zum Zentrenbegriff. Jubiläumsschrift für L. Stern. Moskau 1935.

Hess, W. R.: Die funktionelle Organisation des vegetativen Nervensystems. Basel: Benno Schwabe & Co. 1948.

Hess, W. R.: Das Zwischenhirn: Syndrome, Lokalisationen, Funktionen. Basel: Benno Schwabe & Co. 1954.

HOLST, E. v.: Die Koordination der Bewegung bei den Arthropoden in Abhängigkeit von zentralen und peripheren Bedingungen. Biol. Bull. **10**, 234—261 (1935).

HOLST, E. v.: Zentralnervensystem: Die Funktionsstruktur des Zwischenhirns. Fortschr. Zool. **11**, 245—275 (1958).

HUBER, F.: Verhaltensstudien am Männchen der Feldgrille (*Gryllus campestris* L.) nach Eingriffen am Zentralnervensystem. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Freiburg. Zool. Anz. **46**, 138—149 (1952).

HUBER, F.: Sitz und Bedeutung nervöser Zentren für Instinkthandlungen beim Männchen von *Gryllus campestris* L. Z. Tierphysiol. **12**, 12—48 (1955).

HUBER, F.: Über die Funktion der Pilzkörper (*Corpora pedunculata*) beim Gesang der Keulenheuschrecke *Gomphocerus rufus* L. Naturwissenschaften **42**, 566 bis 567 (1955).

HUBER, F.: Auslösung von Bewegungsmustern durch elektrische Reizung des Oberschlundganglions bei Orthopteren (*Saltatoria: Gryllidae, Acridiidae*). Verh. Dtsch. Zool. Ges. Münster. Zool. Anz. Suppl. **23**, 248—269 (1959).

HUBER, F.: The role of the CNS in the co-ordination and control of sound production in Orthoptera. L'acoustique animal (1960, im Druck).

HUNSPERGER, R. W., u. O. A. M. WYSS: Quantitative Ausschaltung von Nervengewebe durch Hochfrequenzkoagulation. Helv. physiol. pharmacol. Acta **14**, 70—92 (1953).

IVANOVA, T. S.: Anatomy of the peripheral nervous system of the abdominal segments of the Asiatic Locust (*Locusta migratoria* L.). Ent. Obozr. (Moscow) **32**, 148—159 (1952).

IVANOVA, T. S.: Innervation of skeleton muscles by the system of unimpaired ventral nerve in *Locusta migratoria*. Ent. Obozr. (Moscow) **35**, 782—788 (1956).

JUNG, R.: Die Tätigkeit des Nervensystems. In Handbuch der inneren Medizin, Bd. V, 1—162. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953.

KROGH, A.: The comparative physiology of respiratory mechanisms. Philadelphia: University of Pennsylvenia Press 1941.

LEE, M. O.: Mechanisms of respiration in the Orthoptera. J. exp. Zool. **41**, 125—156 (1925).

LEE, M. O.: A note on the mechanism of respiration in the Orthoptera. J. exp. Zool. **49**, 319—320 (1927).

MATULA, J.: Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems bei Insekten. Pflügers Arch. ges. Physiol. **138**, 388—456 (1911).

OBERHOLZER, R. J. H., u. F. HUBER: Methodik der elektrischen Reizung und Ausschaltung im Oberschlundganglion nicht narkotisierter Grillen (*Acheta domesticus* L. und *Gryllus campestris* L.). Helv. physiol. pharmacol. Acta **15**, 185—192 (1957).

PÄTAU, K.: Zur statistischen Beurteilung von Meßreihen. Biol. Zbl. **63**, 152—168 (1943).

PLATEAU, F.: Recherches expérimentales sur les mouvements respiratoires des insectes. Bull. Acad. roy. Belg. **3**, 727 (1882).

PROSSER, C. L.: Rhythmic action in isolated nerve centers. Symp. Quant. Biol. **4**, 339—346 (1936).

REGEN, J.: Untersuchungen über die Atmung von Insekten unter Anwendung der graphischen Methode. Pflügers Arch. ges. Physiol. **138**, 547—572 (1911).

ROEDER, K. D.: The control of tonus and locomotor activity in the praying mantis. J. exp. Zool. **76**, 353—374 (1937).

ROEDER, K. D.: Organisation of the ascending giant fiber system in the cockroach (*Periplaneta americana*). J. exp. Zool. **108**, 243—262 (1948).

ROEDER, K. D.: Insect physiology, chapt. 18: Reflex activity and ganglion function, pp. 463—487. New York 1953.
ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. München: Leibniz 1948.
SCHMITT, J. B.: The nervous system of the pregenital abdominal segments of some Orthoptera. Ann. ent. Soc. Amer., Columbus **47**, 677—682 (1955).
SLIFER, E. H., and L. H. FINLAYSON: Muscle receptor organs in grasshoppers and locusts. Quart. J. micr. Sci. **97**, 617—620 (1956).
SNODGRASS, R. E.: The abdominal mechanism of a grasshopper. Smithson. Misc. Coll. VI **94**, 89—131 (1935).
SNODGRASS, R. E.: Principles of insect morphology. New York u. London: McGraw-Hill Book Company 1935.
TEN CATE, J.: Physiologie der Gangliensysteme der Wirbellosen. Ergebn. Physiol. **33**, 137—336 (1931).
VOWLES, D. M.: The structure and connections of the corpora pedunculata in bees and ants. Quart. J. micr. Sci. **96**, 239—255 (1955).
WEBER, H.: Grundriß der Insektenkunde. Stuttgart: Georg Fischer 1954.
WEIS-FOGH, T.: An aerodynamic sense organ stimulating and regulating flight in locusts. Nature (Lond.) **164**, 873—874 (1950).
WIERSMA, C. A. G.: Neurons of Arthropods. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. **17**, 155—163 (1952).
WIERSMA, C. A. G.: Repetitive discharges of motor fibers caused by a single impulse in giant fibers of the crayfish. J. cell. comp. Physiol. **40**, 399—420 (1952).
WIERSMA, C. A. G.: Neural transmission in invertebrates. Physiol. Rev. **33**, 326-355 (1953).
WIERSMA, C. A. G.: On the functional connections of single units in the central nervous system of the crayfish *Procambarus clarkii* GIRARD. J. comp. Physiol. **110**, 421—471 (1958).
WIGGLESWORTH, V. B.: Respiration. Biol. Rev. **6**, 181—220 (1931).
WIGGLESWORTH, V. B.: The principles of insect physiology. London: Methuen & Co. 1953.
WYSS, O. A. M.: Ein Hochfrequenzkoagulationsgerät zur reizlosen Ausschaltung. Helv. physiol. pharmacol. Acta **3**, 437—443 (1945).
WYSS, O. A. M.: Respiratory centre and reflex control of breathing. Helv. physiol. pharmacol. Acta, Suppl. **10** (1954).

Dozent Dr. F. HUBER,
Zoophysiologisches Institut der Universität Tübingen, Hölderlinstr. 12

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 392—410 (1960)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Kiel
(Abteilung für vergleichende Physiologie und Tierpsychologie)

ÜBER DIE HORMONALE BEEINFLUSSUNG DER TEMPERATURADAPTATION BEIM GRASFROSCH (*RANA TEMPORARIA* L.)

Von

HANS-DIETER JANKOWSKY*

Mit 5 Textabbildungen

(Eingegangen am 9. Mai 1960)

Inhaltsverzeichnis

Seite

Einleitung 392
I. Untersuchungen des Gaswechsels 393
1. Material und Methode 393
2. Ergebnisse 395
a) Der Einfluß der Adaptationstemperatur S. 395. — b) Der Einfluß des Wasserhaushalts S. 397. — c) Die Wirkung der Schilddrüsenexstirpation S. 399. — d) Die Wirkung der Hypophysenexstirpation, S. 399.
3. Die Bedeutung der Schilddrüse und der Hypophyse für die Temperaturadaptation der Atmung 401
II. Versuche über die Gewebsatmung 403
III. Untersuchungen des Eiweißstoffwechsels 403
1. Material und Methode 404
2. Ergebnisse 405
a) Gehalt des Blutes an Glycin S. 405. — b) Einbau von Glycin in die Leber S. 405. — c) Einbau von Glycin in die Oberschenkelmuskulatur S. 406.
Zusammenfassung 408
Literatur 408

Einleitung

Über die Anpassung des Stoffwechsels poikilothermer Tiere an unterschiedliche Temperaturen ist in den letzten Jahren oft gearbeitet worden (vgl. BULLOCK 1955, PRECHT, CHRISTOPHERSEN und HENSEL 1955, FRY 1958). Es wurde aber mehr das Phänomen als solches und weniger die Frage nach dem Mechanismus der Regulationen untersucht (vgl. Physiological Adaptation 1958, p. 65). Da übergeordnete Faktoren, wie das Zentralnervensystem und die innersekretorischen Drüsen, eine Leistungsadaptation (Regulation im normalen Temperaturbereich) mitbedingen können, soll hier der Einfluß der Hormone untersucht werden, und zwar am Grasfrosch (*Rana temporaria* L.).

* Dissertation bei der Philosophischen Fakultät der Universität Kiel (Anleitung und Anregung: Prof. Dr. H. PRECHT). Es wurden mehrere Apparate benutzt, welche die Deutsche Forschungsgemeinschaft zur Verfügung stellte.

Arbeiten über Fische, die die Bedeutung der Schilddrüse für Temperaturanpassungen behandeln, liegen schon vor; bei der von SUHRMANN (1955) und AUERBACH (1957) angewandten Hemmung der Schilddrüse durch antithyreoide Stoffe ließen sich jedoch unerwünschte Nebenwirkungen nie ganz ausschließen. So wurde der Frosch als Versuchstier gewählt. Eine Exstirpation seiner endokrinen Drüsen ist relativ leicht durchzuführen; weiterhin konnte bereits für einige seiner Betriebsstoffwechselprozesse eine Leistungsadaptation nachgewiesen werden. Nach STANGENBERG (1955) zeigt die Lungenatmung von *Rana esculenta* im Gegensatz zur Hautatmung eine partielle Kompensation (Typ 3; steigende Leistungswerte mit sinkender Vorbehandlungstemperatur). Bei neuromuskulären Vorgängen, wie der Erregungsleitungsgeschwindigkeit des Froschherzstreifens und der Membranpermeabilität des Herzmuskels (BENTHE 1954) und der isometrischen Kontraktion des Froschsartorius (HAJDU 1951), besteht gleichfalls eine Temperaturadaptation im Sinne von Typ 3. Eine Regulierung weist ferner die Sauerstoffbindung des Froschblutes auf (KIRBERGER 1953, STRAUB 1957). Untersuchungen des isolierten Gewebes vom Wasserfrosch deuten aber darauf hin, daß für diese Adaptationsphänomene kaum eine autonome Regulierung des Zellstoffwechsels verantwortlich sein kann; denn im Sauerstoffverbrauch von Muskelgewebsschnitten spiegelt sich eine im Vergleich zur Ganztieratmung nur unbedeutende Temperaturanpassung wider (STANGENBERG). Ebenfalls scheint die Aktivität von Enzymen des Froschmuskels weitgehend von der Vorbehandlungstemperatur unabhängig zu sein (vgl. Physiological Adaptation 1958, p. 59). Es liegt daher der Gedanke nahe, daß beim Frosch Hormone als übergeordnete Stoffwechselregler bei der Temperaturadaptation mitwirken. Da die Hypophyse eine zentrale Stellung im endokrinen System einnimmt, sollte in vorliegender Arbeit die Bedeutung dieser Drüse für temperaturabhängige Anpassungserscheinungen bevorzugt untersucht werden.

I. Untersuchungen des Gaswechsels

1. Material und Methode

Versuchstiere waren ausschließlich adulte Grasfrösche von zwei Froschhaltereien aus Südwestdeutschland. Vor den Messungen wurden die ungefütterten Tiere einzeln in Glasschalen, in denen 1—2 cm Wasser stand, an ihre Adaptationstemperaturen angepaßt, die „kalten" Frösche 2—3 Wochen an 7° C, die „warmen" Frösche 1—2 Wochen an 25° C. Ein kürzeres Halten in der Wärme erschien ratsam, um allzu große Gewichtsverluste zu vermeiden. Besonderheiten der Vorbehandlung werden bei den einzelnen Versuchen erwähnt. Alle Frösche wurden schon lange vor den Versuchen im Dunklen aufbewahrt; eine Belichtung erfolgt nur bei der täglichen Betreuung zwecks Wassererneuerung usw. Die Hypophysenexstirpation erfolgte in der üblichen Weise von der Schädelbasis aus (vgl. BOMSKOV 1937). Der Parasphenoidknochen wurde nach Durchschneidem der Gaumenhaut mit einer

Zahnbohrmaschine bis auf eine dünne Lamelle abgefräst und die Hypophyse freigelegt. Den Vorderlappen und das Mittelstück der Drüse entfernten wir vorsichtig mit einer Saugpipette. Das austretende Blut bildete mit etwas aufgetragenem Penicillinpuder einen Pfropf in der Wunde. Es war nicht nötig, den kurzen Hautschnitt zu nähen. Der Einfachheit halber werden die Frösche, denen wir die Pars anterior und teilweise die Pars intermedia des Hirnanhangs entfernten, im folgenden als „hypophysenlose" Frösche bezeichnet.

Die Thyreoidektomie wurde nach der von HENSCHEL (1931) angegebenen Methode durchgeführt. Einen Versuch, etwaige akzessorische Follikel an anderen Stellen als am Zungenbein zu entfernen, unternahmen wir nicht.

Bis zur Heilung der Wunden verblieben die operierten Frösche im Kühlschrank, ihr Verhalten glich dem der normalen Tiere. Nach einiger Zeit traten aber die typischen Hautveränderungen auf (stärkere Verhornung und Nachlassen der Sekretion der Hautdrüsen, vgl. SPANNHOF 1958).

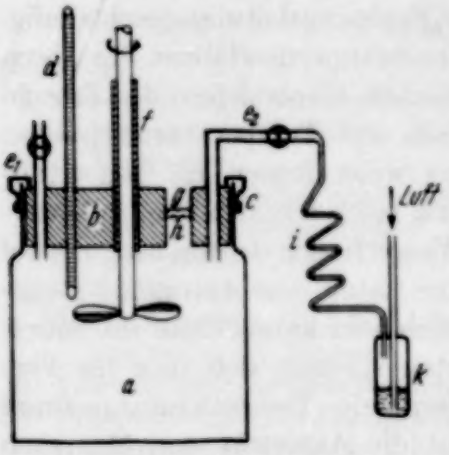

Abb. 1. Schema des Respirationsapparates

Eine schematische Übersicht des geschlossenen Respirationsapparates gibt Abb. 1 wieder. Als Atmungsgefäß (a) diente eine bauchige Glasflasche von etwa 500 cm³ Inhalt, die mit einem gefetteten Gummistopfen (b) mittels einer Spannvorrichtung (c) stets luftdicht und volumenkonstant verschlossen werden konnte. In den Stopfen waren ein Thermometer (d), zwei mit Glashähnen versehene Rohrstutzen ($e_1 + e_2$) und ein KPG-Schliffrührer (f) fest eingepaßt. Zur Probenentnahme enthielt der Stopfen eine Bohrung (g) die durch eine auswechselbare Kautschukmembran (h) abgedichtet wurde. Die zugeführte Frischluft passierte zum Temperaturausgleich eine Glaskapillare (i), die vorgeschaltete Waschflasche (k) erleichterte die Kontrolle des Luftstromes und gewährleistete eine gleichbleibende Wasserdampfspannung. Der ganze Respirationsapparat wurde in ein Wasserbad getaucht, dessen Temperaturschwankungen bei gründlicher Durchmischung 0,1° C nicht überschritten.

Da die Frösche sich kurz nach dem Einsetzen in die Atmungskammer stark bewegten und, wie Vorversuche ergaben, hier ein besonders hoher Gaswechsel auftrat, begannen wir die Messungen erst nach 6 Std Wartezeit, zumal die Körpertemperatur des Frosches sich nur langsam einer abweichenden Versuchstemperatur anglich. Um den CO_2-Gehalt in dem Respirationsgefäß nicht über 2% ansteigen zu lassen, wurde die Luft während der Anpassungs- und Versuchszeit regelmäßig erneuert und mit dem Rührer stark durchmischt. Trotz fortdauernden Gaswechsels konnte somit keine Schichtung der Gase entstehen. Die Analyse der entnommenen Proben erfolgte mit Hilfe des Mikrogasanalysenapparates nach SCHOLANDER, die Gasmengen wurden auf 0° C und 760 mm Hg reduziert. Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureabgabe sind in den Tabellen angegeben in mm³ pro Stunde und Oberflächeneinheit (OE = $g^{2/3}$). Wir bezogen uns bei der Berechnung des Gaswechsels auf die Körperoberfläche der Frösche, weil man in diesem Falle übereinstimmende Werte der Atmung verschieden großer Tiere erhält (vgl. DAVISON 1955, TASHIAN 1957). Die statistische Sicherung der Unterschiede (P-Werte) erfolgte nach der graphischen Methode von PÄTAU. Dauer der Messungen: 8—12 St.

2. Ergebnisse

a) Der Einfluß der Adaptationstemperatur. Wir führten die Untersuchungen des respiratorischen Stoffwechsels zur Hauptsache in den Wintermonaten durch; allein zu dieser Jahreszeit ist die Atmung über einen längeren Zeitraum annähernd konstant (vgl. STANGENBERG 1955, FROMM und JOHNSON 1955). Um auszuschließen, daß ein stärkeres Hungern warmgehaltener Frösche einen Adaptationseffekt vortäuscht, kamen zunächst warmadaptierte Tiere zur Untersuchung. Dieselben Frösche wurden dann in die Kälte umgesetzt und nach mehrwöchigem Anpassen an die tiefe Temperatur erneut untersucht. Bei einer solchen Reihenfolge der Temperaturvorbehandlung läuft der Hungereinfluß einer Leistungsadaptation im Sinne des Typs 3 entgegen (vgl. PRECHT in Physiolog. Adapt. 1958, p. 62).

Tabelle 1. *Die Atmung von Grasfröschen nach unterschiedlicher Temperaturvorbehandlung*

VT: Versuchstemperatur; AT: Adaptationstemperatur. a, b, c, d, e_1 und f_1: Mittelwerte von Gaswechselbestimmungen an einzelnen Fröschen, die parallel zu den Versuchen der Tabelle 5 A durchgeführt wurden; e_2 und f_2: Parallelversuche zu Tabelle 5 B. A—F: Mittelwerte aller Meßreihen, zu denen die Atmungsmessungen an jeweils gleich schweren Tieren zusammengefaßt wurden. Die Anzahl der Messungen bzw. der Meßreihen ist in Klammern angegeben. Die Versuche wurden in den Wintermonaten durchgeführt.

VT	AT		O_2-Verbrauch mm³/h/OE	CO_2-Abgabe mm³/h/OE	RQ
5°	7°	a	61,4 ± 2,9 (16)	51,3 ± 2,5 (15)	0,812 ± 0,029
		A	62,8 ± 3,3 (5)	51,1 ± 1,6 (5)	
	25°	b	50,7 ± 3,5 (13)	36,9 ± 2,9 (13)	0,719 ± 0,033
		B	50,7 ± 2,15 (5)	36,5 ± 2,5 (5)	
15°	7°	c	158 ± 6,2 (13)	130 ± 6,4 (12)	0,838 ± 0,055
		C	159 ± 8,6 (4)	132 ± 7,4 (4)	
	25°	d	122 ± 6,4 (19)	98 ± 5,2 (17)	0,767 ± 0,025
		D	123 ± 7,2 (6)	95 ± 6,7 (6)	
25°	7°	e_1	411 ± 10,9 (29)	299 ± 10,9 (26)	0,734 ± 0,018
		e_2	429 ± 11,1 (23)	303 ± 12,2 (17)	
		E	417 ± 11,6 (13)	306 ± 11,9 (13)	
	25°	f_1	287 ± 7,0 (39)	217 ± 8,3 (36)	0,751 ± 0,018
		f_2	321 ± 11,9 (17)	228 ± 11,8 (16)	
		F	298 ± 9,6 (15)	222 ± 5,0 (15)	

P-Werte: O_2 a—b = 0,026; A—B = 0,016; c—d = 0,0006; C—D = 0,014; e_1—f_1 < 0,0002; e_2—f_2 < 0,0002; E—F < 0,0002.
CO_2 a—b = 0,001; A—B = 0,0013; c—d = 0,0006; C—D = 0,007 e_1—f_1 < 0,0002; e_2—f_2 < 0,0002; E—F < 0,0002.

Gaswechselbestimmungen unterschiedlich adaptierter Grasfrösche sind in der Tabelle 1 zusammengestellt worden. Die Atmungswerte kaltgehaltener Grasfrösche liegen bei allen Versuchstemperaturen über denen der warmangepaßten Tiere und zeigen somit eine deutliche Adaptation (partielle Kompensation, Typ 3 — vgl. hierzu auch Abb. 3). Bei der hohen Versuchstemperatur ist die Atmungsdifferenz sehr gut gesichert.

Tabelle 2. *Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureabgabe unterschiedlich adaptierter Frösche in mm³ per g und Stunde bei einer Versuchstemperatur von 25°*

Adaptationstemperatur	Gewicht	O_2-Verbrauch	P-Werte	CO_2-Abgabe	P-Werte
7°	45,0—42,5	119,7 ± 3,5	0,007	84,4 ± 4,0	0,007
25°	38,9—35,3	97,7 ± 4,3	0,0003	64,8 ± 2,1	0,0015
7°	39,3—34,4	135,4 ± 2,3		105,0 ± 6,6	

Über ein Wachsen der Signifikanz mit steigender Versuchstemperatur berichten auch DAWSON und BARTHOLOMEW (1956) für den Sauerstoffverbrauch unterschiedlich adaptierter Eidechsen. Nach Tabelle 1 haben die 7°-Frösche bei niedrigen Untersuchungstemperaturen einen etwas höheren respiratorischen Quotienten; die Unterschiede zwischen verschieden adaptierten Tieren sind aber nicht signifikant. In der Literatur weichen die angegebenen RQ-Werte für *Rana temporaria* sehr voneinander ab; in der Regel liegen sie zwischen 0,7 und 1,2. Auch wenn man die Atmungswerte auf das Gewicht etwa gleich schwerer Frösche bezieht, ist der Adaptationseffekt eindeutig. Die in Tabelle 2 angegebenen Mittelwerte von jeweils 4 Tieren lassen dies deutlich erkennen.

Tabelle 3. *Die Wirkung der Großhirnexstirpation auf den Sauerstoffverbrauch*

Versuchszeit: Winter. Adaptationstemperatur: 5°C. In Klammern: Zahl der Messungen.

	Versuchstemperatur	
	5°	25°
Großhirnlose Grasfrösche	63 ± 2,6 (16)	410 ± 16 (10)
Kontrollen. .	69 ± 6,8 (4)	444 ± 27 (6)

Die experimentellen Befunde zeigen, daß die Fehlerbreite der Gaswechselbestimmungen nur begrenzt eingeengt werden kann. Abgesehen von individuellen Unterschieden sind für diese Variabilität nicht zu unterbindende leichte Bewegungen der Tiere verantwortlich zu machen.

Da eine Entfernung des Vorderhirns die Bewegungen der Frösche einschränkt und die normale Atmung nur wenig stört, entfernten wir einigen Tieren nach Trepanierung des Schädeldaches das Großhirn (eine Decerebrierung durch den „Goltzschen Stich" führte zu keinem befriedigenden Ergebnis) und bestimmten ihren Gaswechsel, sobald die Hautnaht geheilt war.

Der Sauerstoffverbrauch der operierten Tiere läßt einen geringen Abfall erkennen (vgl. Tabelle 3). Die Verringerung der Schwankungsbreite ist jedoch nicht sehr erheblich. Weil ferner enthirnte Frösche eine Exstirpation des Hypophysenvorderlappens oder der Schilddrüse nur selten überlebten, verzichteten wir auf ihre weitere Untersuchung. Auch eine Beruhigung der Tiere durch Narkosemittel verbot sich, da die Narkosewirkung selbst von der Vorbehandlungstemperatur abhängt (SUMNER und WELLS 1935, E. von BUDDENBROCK unveröffentlicht) und bei narkotisierten Fröschen die Lungenatmung sicher stark gestört ist.

Eine solche Störung ist auch bei den Versuchen von FROMM und JOHNSON (1955), die bei curarisierten *Rana pipiens* eine inverse Kompensation des respiratorischen Stoffwechsels feststellten, in Erwägung zu ziehen. Nach FROMM und JOHNSON senkt ein Anpassen an 4° C den Sauerstoffverbrauch um etwa 26% im Vergleich zu den bei 22—28° gehaltenen Fröschen. Der respiratorische Quotient war bei kaltgehaltenen Tieren bedeutend erhöht (RQ = 1,2). Nach der Ansicht der Autoren wirkt sich die Adaptationstemperatur verschieden auf Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe aus; es ist aber durchaus möglich, daß die Lähmung besonders den erhöhten Sauerstoffverbrauch kaltadaptierter Tiere beeinträchtigt und dadurch eventuell anaerobe Prozesse auslöst. Der Grundumsatz von *Rana pipiens*, gemessen an der Wärmebildung curarisierter Frösche, zeigt keine inverse Kompensation (FROMM 1956).

b) Der Einfluß des Wasserhaushalts. Änderungen der Anpassungstemperatur beeinflussen auch den Wasserhaushalt des Frosches, z. B. fördern tiefe Temperaturen die Wasseraufnahme (SCHMIDT-NILSON 1954, GRAINGER unveröffentlicht) und die Brunnreaktion. Bei kaltadaptierten Wasserfröschen ist gleichfalls der prozentuale Anteil des Wassers im Muskelgewebe vergrößert (STANGENBERG 1955). Da die stoffwechselsteigernde Wirkung eines erhöhten Wassergehaltes verschiedentlich diskutiert worden ist (vgl. PRECHT u. Mitarb. 1955), lag die Vermutung nahe, daß die partielle Kompensation der Atmung auf einem Unterschied im Wasserhaushalt der Frösche beruht. Zur Klärung dieser Frage unternahmen wir folgenden Versuch: Männliche Grasfrösche wurden 4 Wochen bei 5° gehalten, 2 Tage an die Versuchstemperatur von 8° angepaßt und untersucht (Gruppe A in Abb. 2). Wir adaptierten die Tiere dann für 3—6 Tage an 22—23° und bestimmten erneut die Atmung bei 8° (B, C und D in Abb. 2). In den folgenden Tagen verblieben die Frösche bei dieser niedrigen Temperatur, so daß Versuchs- und Adaptationstemperatur übereinstimmten; sie hatten aber keine Möglichkeit, Wasser aufzunehmen (Gruppen E—G). In der Gruppe H sind Atmungswerte von Tieren zusammengefaßt, die anschließend ihr Wasserdefizit ausgleichen konnten. Abb. 2 zeigt deutlich, daß auch nach Ausschalten der Wasseraufnahme ein Anpassen an tiefe Temperaturen die Atmung des Frosches steigert; der Anstieg des Sauerstoffverbrauchs beträgt etwa 25% (D:G = 100:127). Da ferner kein Unterschied zwischen der Atmung feucht- und trockengehaltener Frösche besteht

(G = H), darf man schließen, daß ein unterschiedlicher Wassergehalt für die partielle Kompensation der Froschatmung nicht bestimmend ist.

Die Versuche lassen weiterhin Schlüsse auf den zeitlichen Verlauf der Temperaturadaptation zu. Während ein kurzer Wärmeaufenthalt schon

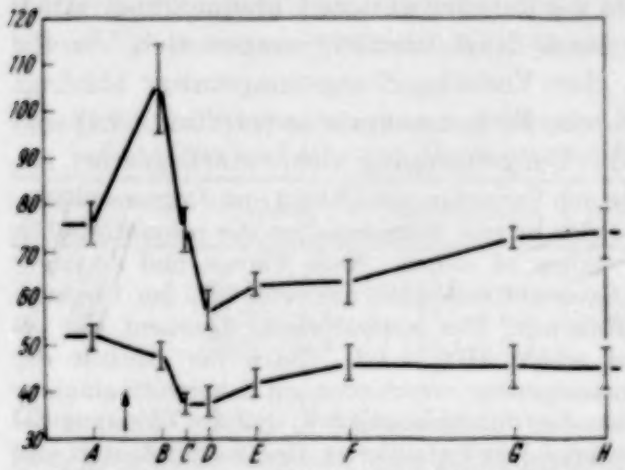

Abb. 2. Die Atmung von Grasfröschen nach unterschiedlicher Temperaturvorbehandlung und Wasseraufnahme. Versuchstemperatur: 8°; Zeitpunkt der Messungen: Nov./Dez. Auf der Ordinate sind die Gasmengen in mm³/h/OE abgetragen, die Buchstaben der Abszisse bezeichnen Art und Dauer der Temperaturvorbehandlung (A: 4 Wochen an 5° sowie 2 Tage an 8° angepaßt. Bei ↑ Anpassen für 3—6 Tage an 23°. B: 1—4, C: 5—8, D: 9—12 Std erneut bei 8° gehalten. E: 1—2, F: 3—8, G: 9—25, H: mehr als 28 Tage an die Versuchstemperatur angepaßt. Weitere Einzelheiten im Text.). Obere Kurve: O_2-Verbrauch; untere Kurve: CO_2-Abgabe. Die Streuung der Mittelwerte ist eingetragen. Statistische Absicherung der Unterschiede im Sauerstoffverbrauch: $P_{A-D} = 0{,}0075$; $P_{D-G} = 0{,}009$

genügt, den Stoffwechsel erheblich zu senken, müssen die Frösche mindestens 14 Tage an tiefe Temperaturen angepaßt werden, wenn eine Leistungssteigerung erfaßt werden soll. Die Messungen bestätigen erneut die Reversibilität der Adaptation. Bei einem Vergleich der Werte für den Sauerstoffverbrauch und für die Kohlensäureabgabe zeigen sich jedoch Unterschiede. Bei einer Temperaturänderung von 23 auf 8° (B, C, D in Abb. 2) spiegelt die O_2-Aufnahme im Gegensatz zur CO_2-Abgabe eine ausgeprägte „Schockwirkung" wider (vgl. PRECHT u. Mitarb. 1955, ferner über das Phänomen des „overshoot" GRAINGER 1959 sowie GRAINGER in Physiolog. Adapt. 1958, p. 86). Die gesteigerte Löslichkeit der Kohlensäure bei tiefen Temperaturen dürfte hierbei beteiligt sein. Der fehlende Anstieg in der CO_2-Ausscheidung bei den Gruppen G und H ist unseres Erachtens auf eine zu starke Schädigung der Hautfunktionen durch das Austrocknen zurückzuführen. Bei normalem Halten der Frösche traten derart niedrige RQ-Werte nur sehr vereinzelt auf.

Tabelle 4. *Sauerstoffverbrauch schilddrüsenloser Frösche bei verschiedenen Versuchstemperaturen*

A: schilddrüsenlose Tiere; B: gleichzeitig untersuchte Kontrollen. Adaptationstemperatur 5—8° C. Versuchszeit: Winter. In Klammern: Anzahl der Messungen.

VT	O_2-Verbrauch (mm³/h/OE)		
	A	B	P_{A-B}
5°	55 ± 4,4 (12)	64 ± 2,5 (20)	0,068
15°	114 ± 5,5 (12)	137 ± 5,9 (11)	0,01
25°	313 ± 11,3 (14)	423 ± 14,4 (16)	< 0,0002

c) Die Wirkung der Schilddrüsenexstirpation. Die Frösche verbrachten zunächst mehrere Wochen bei 3—5° C. Einem Teil der Tiere entfernten wir die Schilddrüse und hielten sie dann mindestens weitere 3 Wochen bei 5—8° C. An hohe Temperaturen konnten die operierten Frösche wegen zu großer Mortalität nicht adaptiert werden.

Bei allen Versuchstemperaturen ist die Atmung nach der Thyreoidektomie gesenkt (vgl. Tabelle 4). Verglichen mit den Kontrolltieren beträgt der Abfall des O_2-Verbrauchs bei 5° etwa 14%, bei 15° etwa 17% und bei 25° ungefähr 26%. Es hält aber nur der Unterschied bei der hohen Versuchstemperatur einer statistischen Auswertung nach PÄTAU stand. Der Gaswechsel schilddrüsenloser kaltadaptierter Frösche unterscheidet sich nicht wesentlich von dem warmangepaßter Kontrolltiere, deren Sauerstoffverbrauch bei einer Versuchstemperatur von 25° 299 ± 19,6 (10) mm³/h/OE betrug. Die Wirkung einer Schilddrüsenentfernung auf den Stoffwechsel des Frosches gleicht der einer Hypophysenexstirpation.

Tabelle 5. *Die Atmung hypophysenloser Frösche*

AT: Adaptationstemperatur. VT: Versuchstemperatur. Versuchszeit: Winter. In Klammern: Anzahl der Messungen.

AT	VT	O_2-Verbrauch mm³/h/OE	CO_2-Abgabe mm³/h/OE
A: kaltadaptierte Frösche wurden operiert. (Kontrolltiere: a—f_1 der Tabelle 1)			
7°	5°	51,9 ± 3,9 (15)	45,1 ± 5,2 (14)
25°		45,8 ± 3,4 (16)	35,7 ± 4,1 (13)
7°	15°	123 ± 5,6 (23)	91 ± 4,0 (19)
25°		116 ± 6,1 (17)	85 ± 5,0 (17)
7°	25°	277 ± 7,1 (31)	227 ± 9,8 (30)
25°		246 ± 11,3 (23)	188 ± 7,6 (24)
B: warmadaptierte Frösche wurden operiert. (Kontrolltiere: $e_2 + f_2$ der Tabelle 1)			
7°	5°	52,0 ± 4,1 (16)	49,5 ± 5,3 (12)
25°		46,6 ± 2,3 (12)	34,3 ± 2,6 (12)
7°	15°	134 ± 6,5 (12)	98 ± 5,0 (12)
25°		111 ± 2,9 (12)	81 ± 5,8 (10)
7°	25°	332 ± 9,8 (18)	269 ± 14,6 (17)
25°		310 ± 11,5 (23)	228 ± 13,0 (23)

d) Die Wirkung der Hypophysenexstirpation. Nach Anpassen der Frösche an 7° (Tabelle 5 A) bzw. 25° (Tabelle 5 B) entfernten wir ihnen den Hypophysenvorderlappen und beließen sie vor den Messungen für mindestens zwei weitere Wochen bei ihren jeweiligen Vorbehandlungstemperaturen. Anschließend wurden sie an die entgegengesetzten Temperaturen adaptiert und erneut untersucht. Im Vergleich zu intakten Fröschen tritt bei operierten Tieren ein deutlicher Atmungsabfall auf. Der Adaptationseffekt ist nach Hypophysektomie stark vermindert, jedoch nicht vollständig ausgeschaltet. Dies kann keinesfalls auf einem stärkeren Hungern der warmgehaltenen Tiere beruhen, da auch die Gruppe B der Tabelle 5 eine geringe partielle Kompensation der Atmung

erkennen läßt, obgleich die Temperaturvorbehandlung einem eventuellen Hungereinfluß entgegenlief. (Diese Atmungsdifferenz scheint zwar nach den Mittelwerten der Tabelle 5 nicht signifikant zu sein; man muß aber berücksichtigen, daß hier jeweils alle Tiere einheitlicher Temperaturvorbehandlung zusammengefaßt wurden. Bei Beobachtung der Atmung jedes einzelnen operierten Frosches wird der Atmungsanstieg beim Senken der Anpassungstemperatur deutlicher; vgl. auch Tabelle 6, E—F.) Die Entfernung des Hypophysenvorderlappens wirkt sich bei den verschiedenen Adaptations- und Versuchstemperaturen unterschiedlich aus. Die Gaswechselsenkung ist bei warmgehaltenen Fröschen bedeutend geringer als bei kaltadaptierten Tieren; desgleichen scheint die Wirkung der Hypophysenexstirpation mit fallender Versuchstemperatur abzunehmen (vgl. Abb. 3). Es benötigt hauptsächlich der hohe Stoffwechsel kaltgehaltener Frösche die Anwesenheit des Hypophysenvorderlappens bzw. ein intaktes endokrines System.

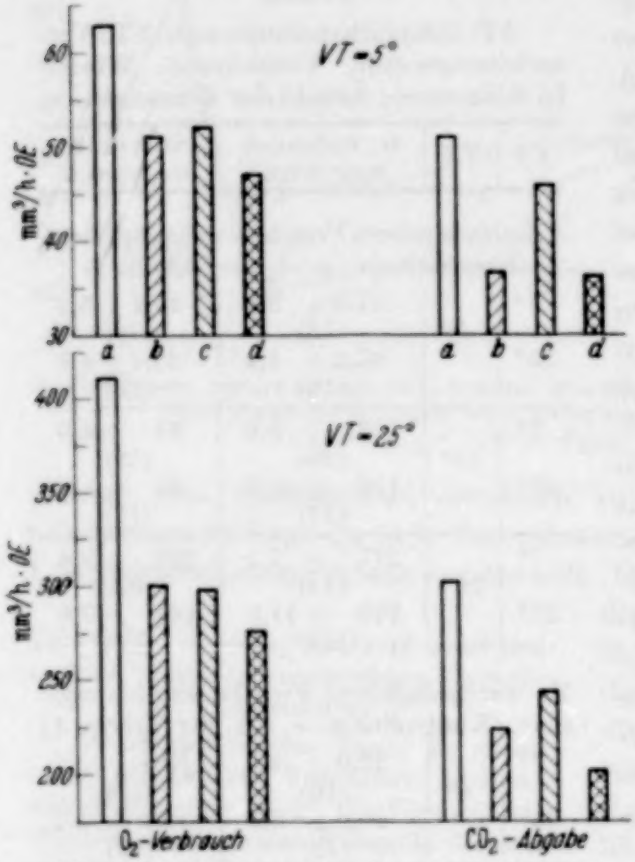

Abb. 3. Die Atmung normaler und hypophysenloser Frösche bei den Versuchstemperaturen 5 und 25°. Normale 7°-Frösche: *a*, normale 25°-Frösche: *b*, hypophysenlose 7°-Frösche: *c*, operierte 25°-Frösche: *d*

Ein etwas anderes Bild liefern Sommerversuche mit hypophysenlosen Fröschen. Normale wie operierte Tiere sind zu dieser Jahreszeit sehr lebhaft und erschweren dadurch das Erfassen des Ruhestoffwechsels. Bei der Aufstellung der Tabelle 6 wurden nur die minimalen Atmungswerte von Versuchen berücksichtigt, bei denen keine Bewegung der Frösche während der Messungen zu erkennen war.

Erwartungsgemäß zeigt die Atmung normaler Frösche auch im Sommer eine partielle Kompensation entsprechend Typ 3. Die auffallende Schwankungsbreite bei warmadaptierten Normaltieren (D) ist durch unterschiedliches Hungern bedingt. Bei den kurz nach der Exstirpation des Hypophysenvorderlappens untersuchten 7°-Tieren (B und C) ist der Atmungsabfall nicht so deutlich wie im Winter; es ist hierbei aber

zu berücksichtigen, daß die Winterversuche frühestens 2 Wochen nach der Operation durchgeführt wurden. Beim Umsetzen warmgehaltener operierter Frösche (E) in die Kälte steigt nach einigen Wochen die Atmung an; sie bleibt aber nach Rückführung in die Wärme auf annähernd gleicher Höhe (vgl. F und G in Tabelle 6).

Tabelle 6. *Die Atmung intakter und hypophysenloser Frösche im Sommer (Juni—September) bei einer Versuchstemperatur von 25°*

AT: Adaptationstemperatur; N: Anzahl der Tiere.

Tiergruppe	AT	N	O_2-Verbrauch mm³/h/OE	CO_2-Abgabe mm³/h/OE	Bemerkungen
A	7°	4	551 ± 9,9	425 ± 9,9	Normaltiere
B	7°	2	508 ± 9,4	467 ± 3,2	Entfernung des HVL vor 2—4 Tagen
C	7°	3	445 ± 2,0	309 ± 16,0	Entfernung des HVL vor mehr als 6 Tagen
D	25°	5	331 ± 25,6	257 ± 22,6	Normaltiere
E	25°	4	329 ± ·9,5	247 ± 11,2	Entfernung des HVL vor mehr als 1 Woche
F	7°	4	418 ± 5,1	331 ± 8,9	dieselben Tiere 3 Wochen kalt gehalten
G	25°	4	394 ± 14,6	290 ± 11,0	dieselben Tiere 6 Tg. nach Rückführung in 25°
Statistische Sicherung der Differenzen			A—C 0,0003	A—C: 0,0013	Exstirpationseffekt
			A—D: < 0,0002	A—D: 0,0005	Adaptationseffekt
			E—F: < 0,0002	E—F: 0,0012	Adaptationseffekt

3. Die Bedeutung der Schilddrüse und der Hypophyse für die Temperaturadaptation der Atmung

Die Wirkung der Schilddrüse und des thyreotropen Hormons auf den Stoffwechsel adulter Poikilothermen wird trotz der Vielzahl der Untersuchungen von den verschiedenen Autoren sehr uneinheitlich beurteilt (vgl. Fleischmann 1947, v. Buddenbrock 1950, Lynn und Wachowski 1951, Gorbman 1959). Gegen einen Einfluß der Thyreoidea auf die Atmung der Amphibien sprechen z. B. die Ergebnisse von Gaida (1922), Henschel und Steuber (1930), Drexler und v. Issekutz (1935, 1943); zu positiven Befunden gelangten dagegen unter anderem Schwarzenbach und Uhlenhuth (1928), Charles (1931), Thompson und Uhlenhuth (1936), Taylor (1936, 1939), Warren (1940), Donoso und Trivelloni (1958). Auch bei unseren Versuchen bestätigt die Atmungssenkung nach einer Exstirpation der Hypophyse (Ausfall des thyreotropen Hormons) oder der Schilddrüse die Bedeutung dieser innersekretorischen Drüse für den Basalstoffwechsel der Frösche. Die

Messungen an hypophysenlosen Tieren geben unseres Erachtens auch einen Hinweis zur Klärung der erwähnten Widersprüche in der Literatur, weil eine unterschiedliche Adaptationstemperatur den Stoffwechselzustand der Frösche und auch das Ausmaß der Operationsfolgen stark ändert (größere Effekte bei den kaltadaptierten als bei den warmangepaßten Tieren). Die Höhe der Anpassungstemperatur vor den Versuchen darf somit nicht außer acht gelassen werden, da jede Stoffwechseländerung, als Antwort auf eine Störung des endokrinen Systems, nicht nur von der Dysfunktion der Hormondrüsen selbst, sondern in starkem Maße von der Ausgangslage des Stoffwechsels abhängt. Zu einer ähnlichen Aussage kommt MAHER auf Grund seiner Untersuchungen an *Anolis carolinensis* (vgl. Comparative Endocrinology 1959, p. 279). Die Ansprechbarkeit des Stoffwechsels der Eidechsen auf Thyreoidektomie oder Injektionen von Thyroxin und Thyreotropin hing ausschließlich von der Vorbehandlungstemperatur der Tiere ab; allerdings war sie bei warmadaptierten Tieren besonders groß. Ferner sei hier noch auf einen Einfluß der Ernährung oder der Beleuchtung verwiesen. So ist bekannt, daß Hunger bei Säugern und Amphibien die Wirksamkeit des Thyreotropins und des Thyroxins abschwächt (D'ANGELO, GORDON und CHARIPPER 1941) und daß Dunkelheit die Schilddrüsenaktivität bei Fröschen vermindert (CEHOVIC 1957). (Der Einfluß des Lichtes auf die Atmung des Grasfrosches wird im hiesigen Institut zur Zeit untersucht.) Die hier vorliegenden Messungen des Stoffwechsels hypophysenloser Grasfrösche zeigen, daß die Leistungsadaptation im normalen Temperaturbereich bei *Rana temporaria* zumindest zum überwiegenden Teil durch eine hormonale Regulierung erreicht wird, da nach der Exstirpation die Fähigkeit zur partiellen Kompensation temperaturabhängiger Stoffwechselschwankungen erheblich herabgesetzt ist. Die Atmung operierter Frösche weicht auch bei Umsetzungen der warmgehaltenen Tiere in tiefe Temperaturen bzw. der kaltadaptierten in hohe Temperaturen kaum vom Atmungswert warmangepaßter Normaltiere ab. Sicherlich beruht der höhere Grundumsatz kaltadaptierter intakter Frösche auf einer gesteigerten Ausschüttung an Thyreotropin und einer dadurch verursachten vermehrten Ausstoßung an Schilddrüsenhormon; eine Störung im endokrinen System führt bei ihnen deshalb zum größten Atmungsabfall. Für ein Eingreifen der Schilddrüse in den Mechanismus der Temperaturadaptation sprechen ferner histologische Befunde verschiedener Autoren. Bei adulten *Rana pipiens* konnte WOLF (1934) durch längere Adaptation an tiefe Temperaturen die Schilddrüse zu gesteigerter Tätigkeit anregen, nach MORGAN und MOYER (1936) ist die Drüse von *Rana pipiens* und *Triturus viridescens* bei Anpassung an 0,5° C gleichfalls hoch aktiv, wobei jedoch der Einfluß tiefer Temperaturen bei hypophysenlosen Molchen viel geringer war als bei den Kon-

trollen. Ähnliche Befunde erhielten MORGAN und FALES (1942) sowie JOEL, D'ANGELO und CHARIPPER (1949). Auch nach diesen histologischen Untersuchungen geht die Aktivität der Froschschilddrüse einer Leistungsadaptation des Stoffwechsels im Sinne des Typs 3 parallel.

II. Versuche über die Gewebsatmung

Die Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs der Oberschenkelmuskulatur erfolgte im Warburgapparat. In jeden Trog gelangten entweder 4 cm^3 eines Muskelhomogenisats (2 cm^3 H_2O, 1 cm^3 m/10 Glucose, 1 cm^3 mit NaOH neutralisierte m/10 Bernsteinsäure, 500 mg Muskel) oder 500 mg Gewebebrei, suspendiert in 1 cm^3 m/10 Glucose und 1 cm^3 m/10 Na-Succinat bzw. 1 cm^3 H_2O. Absorption der Kohlensäure mit NaOH. Gasatmosphäre: Luft, Versuchstemperatur 30° C. Die Frösche der Gruppen A und B wurden nur an eine Adaptationstemperatur angepaßt. Die Tiere der Gruppe C befanden sich dagegen zunächst bei 23° und dann bei 7° C, um den Einfluß stärkeren Hungerns zu erfassen.

Tabelle 7. *Sauerstoffverbrauch (mm^3/g/h) des Muskelgewebes*

Die Atmungswerte beziehen sich auf 1 g Frischgewicht. In Klammern: Zahl der untersuchten Tiere. Zeitpunkt der Messungen: Juli.

Adaptationstemperaturen	Gewebebrei		Homogenisat mit Na-Succinat
	mit Na-Succinat	ohne Na-Succinat	
A: 7° C	440 ± 21 (7)	237 ± 19 (7)	316 ± 33 (5)
B: 23° C	413 ± 39 (7)	233 ± 20 (7)	330 ± 24 (7)
C: 7° C	364 ± 10 (7)	173 ± 15 (7)	307 ± 34 (3)
P-Werte	A—C = 0,0072	A—C = 0,023	

Die angegebenen Mittelwerte der Tabelle 7 lassen keinen Einfluß der Temperaturvorbehandlung erkennen, jedoch scheint ein längeres Hungern der Frösche die Atmung zu drosseln. Die große Bedeutung des Substratgehaltes für die Gewebsatmung des Frosches zeigen auch die Untersuchungen von LOCKER und DONEFF (1958). Eine im Vergleich zur Ganztieratmung nur sehr geringe Temperaturadaptation wurde gleichfalls für den O_2-Verbrauch von Muskelgewebsschnitten des Wasserfrosches nachgewiesen (STANGENBERG 1955). Der Abfall des Gaswechsels intakter Grasfrösche mit dem Ansteigen der Anpassungstemperatur kann deshalb nicht auf einer autonomen Regulation des Zellstoffwechsels beruhen.

III. Untersuchungen des Eiweißstoffwechsels

Die bisherigen Untersuchungen der Atmung und damit des Betriebsstoffwechsels von *Rana temporaria* zeigen, daß eine Entfernung des Hypophysenvorderlappens zu einer signifikanten Abnahme der Anpassungsfähigkeit an veränderte Temperaturen führt. Es ergibt sich nunmehr die Frage, ob die Syntheseprozesse des Baustoffwechsels gleichfalls Adaptationsphänomene aufweisen und ob diese in ähnlicher Weise

einer hormonalen Steuerung unterworfen sind. Hinweise auf einen Einfluß der Adaptationstemperatur auf Entwicklungs- und Wachstumsprozesse geben die Untersuchungen der Amphibienentwicklung von BUCHANAN (1940), RYAN (1941), CORTELYOU (1950) sowie KRUGELIS, NICHOLAS und VOSGIAN (1952). Für eine solche Wirkung sprechen auch Untersuchungen proteolytischer Zellfermente, die bei adulten Fröschen eine Temperaturadaptation zeigen (MEWS 1957). Daß das Schilddrüsenhormon eine große Bedeutung für den Einbau von Aminosäuren in Eiweiße hat, haben erst kürzlich wieder SOKOLOFF u. KAUFMAN (1959) zeigen können.

Die Tracer-Technik mit radioaktiv markierten Aminosäuren gewährt relativ leicht einen Einblick in Baustoffwechselprozesse der Organismen in „vivo" und in „vitro", sie fand bereits Anwendung bei Untersuchungen des Proteinstoffwechsels von Froschembryonen und adulten Fröschen (FRIEDBERG und EAKIN 1949, KEMP 1955, 1956). Wir untersuchten den Einfluß einer unterschiedlichen Temperaturvorbehandlung auf den Einbau von Glycin-2-C^{14} in das Gewebe normaler und hypophysenloser adulter Frösche.

1. Material und Methode

Zur Untersuchung kamen Grasfrösche, die im Herbst 1957 von einer Froschhalterei aus Süddeutschland bezogen worden waren und in einer Temperaturkammer bei 5° C ohne Fütterung überwintert hatten. Der Hälfte der Tiere entfernten wir im Frühjahr 1958 die Hypophysenvorderlappen. Vier Wochen nach der Exstirpation wurde ein Teil der hypophysenlosen und intakten Frösche an eine Temperatur von 22—23° C angepaßt, der Rest an eine tiefe Adaptationstemperatur (7° C). Am Untersuchungstage verblieben die Tiere nach der Wägung bei der Versuchstemperatur von 16° C, der durchschnittlichen Temperatur eines ungeheizten Laborraumes. Sie erhielten 0,5 cm^3 der markierten Aminosäurelösung in den dorsalen Lymphsack injiziert (0,5 cm^3-Tuberkulinspritze, Kanüle Nr. 20). Das Entfernen der dünnen Kanüle geschah sehr behutsam, um ein Austreten von Lymphe zu vermeiden und die Volumenkonstanz der Injektionsmenge aufrechtzuerhalten. Da 0,1 m C Glycin-2-C^{14} in 12,5 cm^3 destilliertem Wasser gelöst wurde, war die eingespritzte Glycinlösung einer Doses von 4 μ C äquivalent.

55 bzw. 135 min nach der Injektion töteten wir die Frösche durch Dekapitieren und entnahmen ihnen Blutproben, Leber sowie Teile der Oberschenkelmuskulatur. Das Blut wurde sofort auf die Präparatunterlagen (s. unten) verteilt, die Leber gewogen und 10 min nach dem Töten in einer Gewebemühle nach POTTER und ELVEHJEM unter Zugabe von 3 cm^3 20%-Trichloressigsäure (TCES) je Gramm Leberfrischgewicht homogenisiert. Die Aufarbeitung der Oberschenkelmuskulatur erfolgte nach weiteren 10 min, jedoch betrug der Säurezusatz hierbei 2 cm^3 je Gramm Muskelfrischgewicht. Die Säure fällt die Proteine und verhindert jeden weiteren Einbau des injizierten Glycins. (Die Ausdrücke „Protein" und „Eiweiß" beziehen sich auf alle mit TCES gefällten Substanzen.) Das ausgefällte Eiweiß wurde abzentrifugiert, einmal mit verdünnter TCES sowie zweimal mit destilliertem Wasser gewaschen. Der Niederschlag, der das eingebaute Glycin enthält, wurde bis zur Aktivitätsmessung gesondert vom ursprünglichen Säurefiltrat aufbewahrt. Im Filtrat verblieb der nicht eingebaute Anteil der Aminosäure.

Da es sich bei unseren Versuchen um vergleichende Untersuchungen eines annähernd homogenen Tiermaterials handelte, genügte eine Bestimmung der relativen Radioaktivität nach der Methode der „dicken Schicht". Bei den verwendeten Präparatunterlagen, kreisförmigen Aluminiumschälchen mit 1,5 cm^2 Grundfläche, gestattete ein Belegen mit mehr als 40 mg Substanz pro Schälchen die Anwendung dieser Methode. Hierzu wurden 0,7 cm^3 einer Suspension des Eiweißniederschlages in destilliertem Wasser (zweifache Menge des eingewogenen Frischgewichtes) in die Aluminiumschälchen einpipettiert. Um eine gleichmäßige Präparatoberfläche zu erzielen, trockneten wir jede Probe sehr langsam bei 45° C vor und entfernten die restliche Feuchtigkeit bei 110° C. Zur Aktivitätsbestimmung des Trichloressigsäurefiltrats wurden 0,5 cm^3 Säure in jedes Schälchen einpipettiert; ein Eintrocknen unterblieb.

Beim Benutzen der „dicken Schicht"-Methode (Rückstreuung und Selbststreuung im Material sind konstant) und Einhalten einer gleichen geometrischen Anordnung brauchten bei der Impulsberechnung nur Schwankungen des Nullwertes und des Zählgerätes (Geiger-Müller-Glockenzählrohr und elektronisches Registriergerät der Firma Philips) berücksichtigt zu werden.

Die angegebenen Impulse pro Minute sind auf das Gewicht der Tiere bezogen (Imp. pro Min. $\cdot$ g $\cdot$ 10^{-1}). Diese Voraussetzung einer proportionalen Beziehung zwischen Tiergewicht und Verdünnung des Isotops ist gerechtfertigt. Die Dauer der Messung richtete sich nach Aktivität der Proben. Weitere Einzelheiten der Meßtechnik können der zusammenfassenden Darstellung von Schwiegk (1953) und der Dissertation von Mews (1957) entnommen werden.

2. Ergebnisse

Untersucht wurden insgesamt 23 Grasfrösche, 12 Kontrolltiere (Gruppen: A, B, C, D) und 11 Frösche, denen der Hypophysenvorderlappen entfernt worden war (Gruppen: a, b, c, d). Die Anpassungstemperatur betrug bei den Tiergruppen A, C, a, c: 7° bei den Fröschen B, D, b, d: 23°, die Tiere A, B, a, b wurden nach 55 min, die Frösche C, D, c, d nach 135 min dekapitiert. Zahl und Geschlecht der Tiere in den einzelnen Gruppen sind der Tabelle 8 zu entnehmen. Wir bestimmten den Glycingehalt des Blutes, der Leber und der Skelettmuskulatur.

a) Gehalt des Blutes an Glycin. Die Durchschnittswerte der relativen Aktivität des Blutes waren zu beiden Untersuchungszeiten bei warm- und kaltadaptierten Fröschen annähernd gleich (397—465 Impulse pro Minute). Auch die Hypophysenexstirpation beeinflußt nicht den Gehalt des C^{14}-Isotops im Gesamtblut. Da wegen der geringen Blutmenge das Eiweiß nicht abgetrennt wurde, geben die Impulsmessungen keinen Aufschluß über den Anteil des an Plasmaproteine oder zellige Blutelemente gebundenen Glycins. Zum zeitlichen Ablauf der Isotopenverteilung im Blut vergleiche Hevesy (1941) und Mews (1957).

b) Einbau von Glycin in die Leber. Abb. 4 zeigt, daß die relativen Aktivitäten des gefällten Lebereiweißes und des Säurefiltrats bei warmadaptierten Fröschen größer sind, und zwar ist der im Eiweiß gebundene

Glycinanteil der kaltangepaßten Tiere nach 65 min etwa 20%, nach 145 min etwa 25% niedriger.

$A:B = 77{,}5:100$ ($P_{AB} = 0{,}028$); $a:b = 81{,}3:100$ ($P_{ab} = 0{,}59$)
$C:D = 78{,}3:100$ ($P_{CD} = 0{,}14$); $c:d = 72{,}2:100$ ($P_{cd} = 0{,}08$)[1].

Die Impulswerte der Filtrate ergeben das gleiche Bild. Mitverantwortlich für die erhöhte Retention des injizierten Glykokolls ist wohl das größere Aminosäuredefizit der bei der warmen Anpassungstemperatur stärker hungernden Frösche. MEWS (1957), der seine Untersuchungen zu einer anderen Jahreszeit durchführte, konnte durch ein gegenläufiges Anpassen der Tiere an beide Adaptationstemperaturen den Hungereffekt ausschließen; nach seinen Befunden ist die Glycinaufnahme der Leber bei kaltgehaltenen Fröschen höher. Nach Abb. 4 besteht beim Eiweiß kein deutlicher Unterschied zwischen operierten und normalen Fröschen; im Filtrat ist dagegen die Menge des Isotops gegenüber den Kontrollen gesteigert. Das Geschlecht der Tiere hat auf die Glycinmenge in der Leber keinen wesentlichen Einfluß.

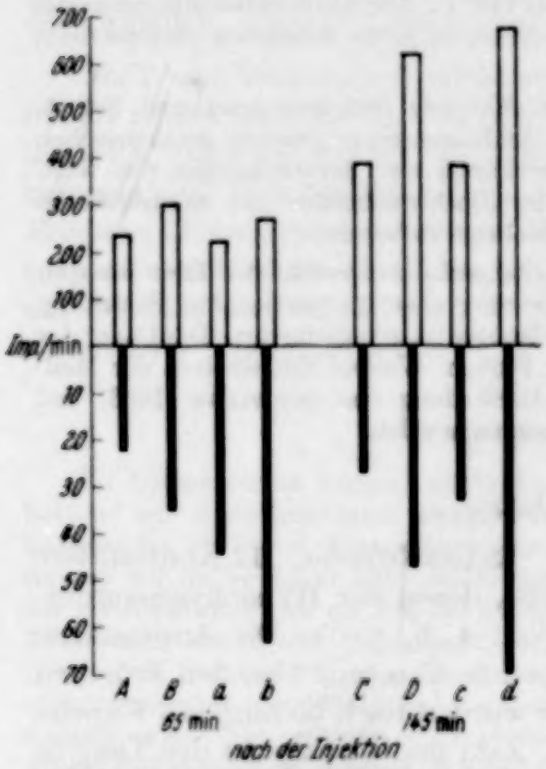

Abb. 4. Einbau von C^{14}-markiertem Glycin in die Leber normaler und hypophysenloser Frösche (4 Parallelproben je Tier). Oberhalb der Abszisse: Eiweiß; unterhalb der Abszisse: Filtrat. Zur Bezeichnung der Gruppen vgl. den Text und Tabelle 8

c) Einbau von Glycin in die Oberschenkelmuskulatur. Übereinstimmend mit den Befunden von KEMP (1956) und MEWS (1957) ist auch nach unseren Versuchen die Aufnahme der Aminosäure in die Skelettmuskulatur im Vergleich zur Leber bedeutend geringer. Nach Tabelle 8 läßt sich mehr Radioaktivität im Eiweiß kaltgehaltener Normaltiere nachweisen, denn die warmadaptierten männlichen Frösche haben nach 75 min etwa 44%, nach 155 min 34% weniger Glycin in die Muskelproteine aufgenommen (Verhältnis des Organeiweißes männlicher Frösche: $A:B = 100:55{,}6$ ($P_{AB} = 0{,}022$), $C:D = 100:66$).

Bei einer Aufteilung der Impulsmessungen nach Geschlechtern zeigen die weiblichen Tiere höhere relative Aktivitäten des Muskeleiweißes und

[1] Die geringe zur Verfügung stehende Glycinmenge begrenzte die Anzahl der Versuche; aus ihr folgt die Größe der P-Werte.

des Säurefiltrats; der durch eine unterschiedliche Temperaturvorbehandlung bewirkte Effekt bleibt jedoch erhalten. Ein vollkommen anderes Bild geben die an hypophysenlosen Fröschen gewonnenen Ergebnisse. Besonders klar erkennt man nach längerer Versuchszeit, daß die Vorderlappenexstirpation den Einbau des Glycins erheblich verringert. Für männliche Frösche beträgt die Senkung der Glycinaufnahme nach Hypophysektomie: C : c = 100 : 44 (P = 0,028); D : d = 100 : 62 (P = 0,003). — Bei den operierten Tieren ist dann auch kein Unterschied mehr zwischen kalt- und warmgehaltenen Fröschen zu finden. — Obwohl eine verbindliche Deutung des so komplexen Problems der Temperaturadaptation natürlich einer Untersuchung eines bedeutend größeren Tiermaterials vorbehalten bleibt, kann man aus den Versuchen schließen, daß die höhere Aminosäurekonzentration im Muskelgewebe kaltgehaltener Frösche auf einer stärkeren Aktivität des Proteinsynthesesystems beruht. Da weiterhin Änderungen der Anpassungstemperatur sich bei

Tabelle 8. *Einbau von C^{14}-markiertem Glycin in den Muskel normaler und hypophysenloser Frösche*

Die Mittelwerte sind errechnet aus den Durchschnittswerten von 4 Parallelproben je Frosch. Statistische Absicherung s. Text.

	Normale Frösche					Hypophysenlose Frösche				
Zeit nach der Injektion	75 min		155 min			75 min		155 min		
Gruppe	A	B	C	D		a	b	c	d	
Adaptionstemperatur	7°	23°	7°	23°		7°	23°	7°	23°	
Zahl und Geschlecht	3 ♂	3 ♂	2 ♂ 1 ♂	2 ♂ 1 ♂		2 ♂ 1 ♂	2 ♂	3 ♂	3 ♂	
Org. Eiweiß Imp./min ♂♂ .	28,4 ± 3,4	15,8 ± 0,5	46 ± 8,1	30,5 ± 1,3		17,3 ± 0,2	15,3 ± 0,1	20,1 ± 1,8	19 ± 0,7	
♀♀ .	—	—	104,9	55,4		25,2	—	—	—	
♂♀ .	—	—	65,7 ± 20,1	38,8 ± 8,4		20 ± 2,8	—	—	—	
Filtrat Imp./min ♂♂ .	10,9 ± 0,5	10,8 ± 0,2	12,5 ± 1,2	14,1 ± 3,1		9,2 ± 0,1	11,7 ± 1,8	11,7 ± 2,4	13,8 ± 2,9	
♀♀ .	—	—	32,0	24,8		12,2	—	—	—	
♂♀ .	—	—	19,0 ± 6,6	17,7 ± 4,1		10,2 ± 1,0	—	—	—	

operierten Fröschen nicht mehr auf die Einbaurate auswirken, ist wohl auch die Adaptation der Umbauprozesse des Erhaltungsstoffwechsels einer endokrinen Regulation unterworfen oder benötigt zumindest ein ungestörtes inkretorisches System, um wirksam zu werden. Unsere Versuche entsprechen somit den an Säugern gewonnenen Ergebnissen (vgl. KNOX u. Mitarb. 1956, SOKOLOFF und KAUFMAN 1959).

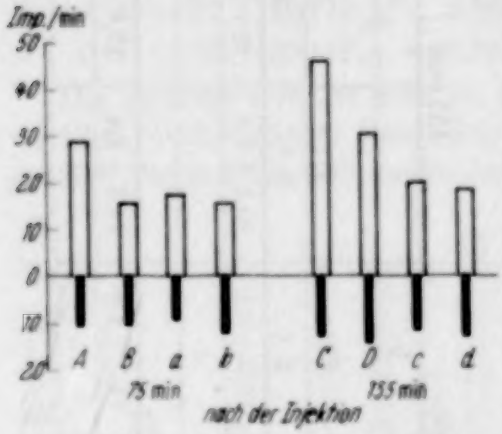

Abb. 5. Einbau von C^{14}-markiertem Glycin in den Muskel normaler und hypophysenloser männlicher Frösche. Nähere Einzelheiten s. Abb. 4 und Tabelle 8

Zusammenfassung

Sauerstoffverbrauch und Kohlensäureabgabe von *Rana temporaria* zeigen eine Temperaturanpassung im Sinne einer partiellen Kompensation (Typ 3).

Die Adaptation ist reversibel und unabhängig von der erhöhten Wasseraufnahme kühl gehaltener Frösche.

Thyreoidektomie senkt den respiratorischen Stoffwechsel kaltadaptierter Tiere auf das Atmungsniveau warmgehaltener Frösche. Die Entfernung des Hypophysenvorderlappens verringert im Sommer und im Winter das Ausmaß der partiellen Atmungskompensation bedeutend.

Der Sauerstoffverbrauch des Muskelgewebes wird durch die Adaptationstemperatur nicht beeinflußt.

Der Einbau C^{14}-markierten Glycins in die Muskulatur der Grasfrösche sinkt mit steigender Anpassungstemperatur. Bei Tieren ohne Hypophysenvorderlappen ließen sich keine Unterschiede in diesen Einbauprozessen nachweisen. Der Aminosäuregehalt der Leber lag bei warmadaptierten Fröschen höher. Diese Erscheinung dürfte durch ein unterschiedliches Hungern bedingt sein. Der Einfluß der Hormone auf Adaptationsphänomene beim Grasfrosch wird diskutiert.

Literatur

AUERBACH, M.: Hat die Schilddrüse für die Temperaturadaptation der Fische eine Bedeutung? Z. Fisch. **6**, 605 (1957).

BENTHE, H. F.: Über die Temperaturabhängigkeit neuromuskulärer Vorgänge. Z. vergl. Physiol. **36**, 327 (1954).

BOMSKOV, CHR.: Methodik der Hormonforschung, Bd. I und II. Leipzig 1937.

BUCHANAN, J. W.: Developmental rate and alternating Temperatures. J. exp. Zool. **83**, 235 (1940).

BUDDENBROCK, W. v.: Vergleichende Physiologie. IV. Basel: Birkhäuser 1950.

BULLOCK, T. H.: Compensation for temperature in the metabolism and activity of poikilothermes. Biol. Rev. **30**, 311 (1955).

CEHOVIC, G.: L'effet de l'obscurite continue sur la fixation de ^{131}J dans la thyroid des grenouilles (Rana esc. et Rana temp.) C. R. Acad. Sci. (Paris) **244**, 2647 (1957).

Charles, E.: Metabolic changes associated with pigmentary effector activity and pituitary removal in Xenopus laevis. Proc. roy. Soc. B **107**, 486 (1931).

Cortelyou, J. R.: The effect of low temperature on Amblystoma punctatum in relation to development acceleration. Growth **14**, 327 (1950).

D'Angelo, A., A. Gordon and H. Charipper: The role of the thyroid and pituitary glands in the anomalous effects of inanition on amphibian metamorphosis. J. exp. Zool. **87**, 259 (1941).

Davison, J.: Body weight, cell surface, and metabolic rate in anuran amphibia. Biol. Bull. **109**, 407 (1955).

Dawson, W. R., and G. Bartholomew: Relation of oxygen consumption to body weight, temperature, and temperature acclimation in lizards Uta stansburiana and Sceloporus occidentalis. Physiol. Zool. **29**, 40 (1956).

Donoso, A. O., and C. Trivelloni: Hormones thyroidiennes et métabolisme du crapaud. C. R. Soc. Biol. (Paris) **152**, 1393 (1958).

Drexler, E., u. B. v. Issekutz: Die Wirkung des Thyroxins auf den Stoffwechsel kaltblütiger Wirbeltiere. Naunyn-Schmiedeberg·s Arch. exp. Path. Pharmak. **177**, 435 (1935).

Fleischmann, W.: Comparative physiology of the thyroid hormon. Quart. Rev. Biol. **22**, 119 (1947).

Friedberg, F., and R. M. Eakin: Studies in protein metabolism of the amphian embryo. I. Uptake of radioactive glycine. J. exp. Zool. **110**, 33 (1949).

Fromm, P. O.: Heat production of frogs. Physiol. Zool. **29**, 234 (1956).

Fromm, P. O., and R. E. Johnson: The respiratory metabolism of frogs as related to season. J. cell. comp. Physiol. **45**, 343 (1955).

Fry, F. E. J.: Temperature compensation. Ann. Rev. Physiol. **20**, 207 (1958).

Gayda. T.: Contributi allo studio della fisiologia della tiroide della rana. Arch. Fisiol. **20**, 209 (1922).

Gorbman, A. (Editor): Comparative endocrinology. Proc. Columbia Univ. New York 1959.

Grainger, J. N. R.: The early phases in the adjustment of respiratory rates of unicellular organisms to new temperatures and the simulation of these in a model Z. wiss. Zool. (im Druck).

Hajdu, S.: Observations on the temperature of tension, developed by the frog muscle. Arch. int. Physiol. **59**, 58 (1951).

Henschel, H.: Die Thyreoidektomie beim Frosch. Z. ges. exp. Med. **77**, 689 (1931).

Henschel, H., u. M. Steuber: Schilddrüse und Kaltblüter. Klin. Wschr. **31**, 1442 (1930).

Hevesy, G.: Circulation of phosphorus in the frog. Det. Kgl. danske Vidensk Selsk., biol. Medd. **16**, 1 (1941).

Joel, T., and A. D'Angelo: The effect of thiourea on the thyroid gland of the winter frog (Rana pipiens) with some observations on the testes. J. exp. Zool. **110**, 19 (1949).

Kemp, N. E.: Incorporation of radioactive glycine into proteins of frog oocytes. Science. **121**, 471 (1955).

Kemp, N. E.: Localisation of glycine-2-C^{14} injected into adult female frogs. J. exp. Zool. **133**, 227 (1956).

Kirberger, Ch.: Temperaturadaptation der Sauerstoffbindung des Blutes von Rana esculenta L. Z. vergl. Physiol. **35**, 153 (1953).

Knox W. E., H. Auerbach and E. C. Lin: Enzymatic and metabolic adaptations in, animals. Physiol. Rev. **36**, 164 (1956).

Krugelis, E. J., J. S. Nicholas and M. E. Vosgian: Alkaline phosphatase activity and nucleid acids during embryonic development of Amblystoma punctatum at different temperatures. J. exp. Zool. **121**, 489 (1952).

Locker, A., u. D. Doneff: Der Einfluß der Temperatur auf die Abhängigkeit der Gewebsatmung der Froschleber vom Glykogengehalt. Z. vergl. Physiol. **41**, 242 (1958).

Lynn, W. G., and H. E. Wachowski: The thyroid gland and its functions in cold-blooded vertebrates. Quart. Rev. Biol. **26**, 123 (1951).

Mews, H.-H.: Über die Temperaturadaptation der eiweißspaltenden und -synthetisierenden Zellfermente von Fröschen. Z. vergl. Physiol. **40**, 356 (1957).

Morgan, A. H., and C. H. Fales: Seasonal conditions and effects of low temperature in the thyroid glands of amphibians. J. Morph. **71**, 357 (1942).

Morgan, A. H., and E. K. Moyer: The effects of natural and experimental low temperatures on the thyroids of Rana pipiens and Triturus viridescens. Anat. Rec. **64** (1), 86 (1936).

Paetau, K.: Zur statistischen Beurteilung von Messungsreihen. Biol. Zbl. **63**, 152 (1943).

Precht, H., J. Christophersen u. H. Hensel: Temperatur und Leben. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1955.

Prosser, C. L. (Editor): Physiological adaptation. Amer. Physiol. Soc., Washington 1958 (mit Beiträgen von Precht, Grainger u. a.).

Ryan, F. J.: Temperature change and subsequent rate of development. J. exp. Zool. **88**, 25 (1941).

Schmidt-Nielson, B., and R. P. Forster: The effect of dehydration and low temperature on renal function in the bullfrog. J. cell. comp. Physiol. **44**, 233 (1954).

Schwarzenbach, S. S., and E. Uhlenhuth: Anterior lobe substance, the thyroid stimulator. Proc. Soc. exp. Biol. (N.Y.) **26**, 389 (1928).

Schwiegk, H.: Künstliche radioaktive Isotope in Physiologie, Diagnostik und Therapie. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953.

Sokoloff, L., and S. Kaufman: Effects of thyroxine on aminoacid incorporation into protein. Science **129**, 569 (1959).

Spannhof, L.: Veränderungen der Hautdrüsen des Krallenfrosches nach Hypophysektomie und anschließender Implantation von Hypophysengewebe. Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Graz, 1957. Zool. Anz. Suppl. **21**, 379 (1958).

Stangenberg, G.: Der Temperatureinfluß auf Lebensprozesse und den Cytochrome-Gehalt beim Wasserfrosch. Pflügers Arch. ges. Physiol. **260**, 320 (1955).

Straub, M.: Weitere Untersuchungen zur Temperaturadaptation der Sauerstoffbindung des Blutes von Rana esculenta L. Z. vergl. Physiol. **39**, 507 (1957).

Suhrmann, R.: Weitere Versuche über die Temperaturadaptation der Karauschen (Carassius vulgaris Nils.). Biol. Zbl. **74**, 432 (1955).

Sumner, F. B., and N. A. Wells: Some relation between respiratory metabolism in fishes and susceptibility to certain anesthetics and lethal agents. Biol. Bull. **69**, 368 (1935).

Tashian, R. E., and C. Ray: The relation of oxygen consumption to temperature in some tropical, temperate and boreal anuren amphibians. Zoologica (N.Y.) **42**, 63 (1957).

Taylor, A.: The effect of athyroidism and hyperthyroidism on oxygen consumption of the adult salamander. J. exp. Zool. **81**, 135 (1939).

Thompson, J. U., and E. Uhlenhuth: Effect of prolonged thyreoactivator injections upon metabolism of adult salamanders. Anat. Rec. **64**, (3), 50 (1936).

Warren, M. R.: Studies on the effect of experimental hyperthyroidism on the adult frog, Rana pipiens, Schreber. J. exp. Zool. **83**, 127 (1940).

Wolf, O. M.: Temperature variations and histological changes in the thyroid glands of frogs. Anat. Rec. **60** (1), 83 (1934).

Dr. H.-D. Jankowsky, Kiel, Zoologisches Institut der Universität

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 43, 411—468 (1960)

Aus dem Zoologischen Institut der Universität München

DAS DUFTORGAN DER HONIGBIENE UND DIE PHYSIOLOGISCHE BEDEUTUNG IHRES LOCKSTOFFES*

Von

MAX RENNER

Mit 8 Textabbildungen

(Eingegangen am 16. Mai 1960)

Inhaltsverzeichnis

Seite

Einleitung 411
Literatur und Problemstellung 413
Die Morphologie des Duftorgans 416
Wann wird das Duftorgan ausgestülpt? 418
Über die das Ausstülpen des Duftorgans auslösenden Mechanismen 421
Die Bedeutung der Duftabgabe 424
1. Sterzeln als soziale Handlung 424
2. Duftorganduft und Nestgeruch 425
3. Ist eine volksspezifische Markierung einer Trachtquelle ein Vorteil? . . 427
Zwei-Völker-Versuche 428
1. Methode 428
2. Ergebnisse 431
Versuche mit isoliertem Sterzelduft 434
1. Methode 434
2. Vorversuche 437
3. Spontanwahlversuche 438
a) Methode S. 438. — b) Ergebnisse S. 439
4. Dressurversuche 441
a) Methode S. 441. — b) Ergebnisse S. 444
Die physiologische Wirkung von Duftorganduft einerseits und die von Körperhaftgerüchen andererseits 450
1. Diskussion der Arbeiten von KALTOFEN (1951) und KALMUS und RIBBANDS (1952) 450
2. Kombinierte Versuche 455
Schlußbetrachtung 461
Summary 463
Literatur 466

Einleitung

Von altersher kennen die Imker das Sterzeln[1] der Bienen und es wäre verwunderlich, wenn sie es nicht kennten, denn selbst schlechten Beobachtern muß diese eigenartige und am Stockeingang häufig aus-

* Die Durchführung dieser Arbeit wurde durch ein Stipendium der Deutschen Forschungsgemeinschaft ermöglicht; sie wurde außerdem unterstützt durch Mittel der Rockefeller Foundation, die Prof. v. FRISCH zur Verfügung standen.

[1] Abgeleitet von Sterz = Schwanz, Körperende.

geführte Tätigkeit der Immen auffallen, bei der sie mit tief geneigtem Kopf und aufwärtsgerichtetem Hinterleib durch schwirrende Flügelschläge einen Luftstrom erzeugen (Abb. 1). So liest man etwa bei NICOLAUS UNHOCH (1823), einem der Altmeister der Bienenkunde: „Wenn ein schöner heiterer Tag eintritt, und zugleich auch Honigtau fällt, so sind die Bienen schon früher als sonst beschäftigt. Einige Bienen stehen außer dem Flugloch, stecken den Kopf zu Boden, spannen die Hinterfüße weit auf, und wedeln unablässig mit ihren Flügeln."

a

b

Abb. 1a u. b. Sterzelnde Bienen. Pfeil Duftorgan. Beachte: Trotz der kurzen Belichtungszeit (Elektronenblitz) Bewegungsunschärfe der heftig schwirrenden Flügel. Aufn. Verf.

Die wahre Bedeutung dieses „freudigen Summens" oder „Heulens" (BETHE 1898, v. BUTTEL-REEPEN 1900), wie man das Sterzeln auch bezeichnete, blieb allerdings lange Zeit unbekannt. Man hielt es, die beiden Ausdrücke weisen schon darauf hin, je nach der Situation, bei der es auftrat, für einen Ausdruck der Freude oder Trauer (UNHOCH 1823[1], v. BUTTEL-REEPEN 1915). Längere Zeit glaubte man, der summende

[1] Auf S. 112 seiner „Anleitung zur wahren Kenntnis und zweckmäßigen Behandlung der Bienen" schreibt er: „Hingegen drücken sie auch ihre Freude aus durch das Wedeln mit den Flügeln, besonders wenn ein schöner Tag ist, da ihrer mehrere . . . den Kopf wie weidende Schafe auf den Boden neigen, den Hinterleib in die Höhe strecken, und mit ihren Flügeln ein freudiges Gesumse machen." An anderer Stelle (S. 54) meint er, es diene dazu, „um die übrigen zur Arbeit und zum Einsammeln aufzumuntern".

Ton, der dabei durch das Flügelfächeln erzeugt wird, sei das Wesentliche; durch ihn sollten die Stockgenossinnen über „erfreuliche" oder „unerfreuliche" Ereignisse informiert werden. Man sprach z. B. von einem „Sterzel- oder Lockton", oder dem „Ton der Freude", der von den Genossinnen wahrgenommen werde und sie anlocke. Vor allem v. Buttel-Reepen war ein Verfechter dieser Theorie.

Wer eine sterzelnde Biene genauer betrachtet, erkennt, daß die beiden letzten Rückensegmente des steil aufragenden Hinterleibes weit auseinandertreten. Zwischen ihnen wird ein sichelförmiger, weißlicher Wulst sichtbar (Abb. 1; Pfeil). Gleichzeitig fällt auf, daß der Biene ein blumig-frischer, an Melissen erinnernder Duft entströmt, der an den Tieren sonst nicht zu bemerken ist.

Tatsächlich wird beim Sterzeln am Abdomenende eines jener bei den Insekten weit verbreiteten Duftorgane (Schröder 1928, Roeder 1953, Wigglesworth 1950) freigelegt. Der von den Flügeln erzeugte, relativ kräftige Luftstrom ist nach hinten gerichtet. Von ihm wird der Geruchstoff erfaßt und rasch und wirkungsvoll verbreitet. Je nach der Stellung, die die Biene einnimmt, kann er zudem in verschiedene Richtungen gelenkt werden. — Das Ziel vorliegender Arbeit war, die zum Teil noch strittige physiologische Bedeutung des Duftorgans der Honigbiene zu klären.

Literatur und Problemstellung

Das Duftorgan der Honigbiene wurde 1883 von Nassonoff entdeckt. Er fand, daß die Basis des siebenten (des letzten sichtbaren) Abdominaltergits von einzelligen Drüsen unterlagert ist. Zoubareff veröffentlichte im gleichen Jahr einen Bericht über den von nun an häufig „Nassonoffsche Drüse" (engl. „Nassonoff gland") genannten Zellkomplex. Er war der Meinung, daß dort jene Flüssigkeit ausgeschieden wird, die die Bienen beim sog. Spritzen von sich geben (s. Pasedach-Poeverlein 1941).

Erst Sladen (1901, 1902) erkannte die wahre Natur des Duftorgans. Ihm war der weißliche Wulst am Körperende und der Geruch sterzelnder Bienen aufgefallen. Hierauf isolierte er das Organ und fand, daß es auch allein weiterhin den Duft ausströmte, während ihn der übrige Bienenkörper rasch verlor. Von dieser Entdeckung zur richtigen Deutung der Funktion des Organs war kein weiter Weg. Sladen hat ihn auch beschritten. Er schloß: Die Nassonoffsche Drüse scheidet einen Duftstoff aus, der auf Bienen anlockend wirkt und damit der Verständigung dient. Die eigenartige Haltung beim Sterzeln und das Flügelschwirren seien vortrefflich geeignet den Duft zu verbreiten. — Leider fanden seine Mitteilungen wenig Beachtung und Glauben. v. Buttel-Reepen ist noch 1915 von der Richtigkeit seiner Theorie

des Sterzeltones überzeugt, obwohl er nicht umhin kann, widerstrebend zuzugeben, daß der Duft vielleicht in gewissen Fällen von Bedeutung sei: „Das eigentliche richtige Sterzeln ist stets eine Affektäußerung und da eine Geruchsverbreitung bei einigen dieser Äußerungen anscheinend biologisch unverständlich ist, so will mir die Sladensche Hypothese nicht für alle Fälle annehmbar erscheinen. Sehr wahrscheinlich aber ist, daß dieses angeblich Geruch verbreitende Organ ein Wesentliches für den Nestgeruch bedeutet" (v. BUTTEL-REEPEN 1915).

Damit war ein Stichwort gegeben. Die Frage, ob der Nestgeruch (= Volks- oder Stockgeruch) der Bienenbehausung seinen individuellen Charakter durch den Duft des Duftorgans erhalte, oder ob andere Faktoren dafür maßgeblich seien, sollte Imker und Zoologen jahrelang beschäftigen.

Doch ich greife vor. Erst folgten Arbeiten über die Morphologie des Duftorgans, eine kurze von MCINDOO (1914) und eine sehr ausführliche (auch vergleichend anatomische) von JACOBS (1925). Daß es sich bei dem Sterzelduft tatsächlich um einen Lockstoff von hoher Wirkung handelt, hat v. FRISCH 1923/24 durch eine Reihe von Versuchen bewiesen.

Er beobachtete, daß Bienen, die an einer reichlich fließenden, künstlichen Trachtquelle Zuckerwasser sammelten, vor jedem neuen Anflug den Futterplatz mehrmals mit ausgestülptem Duftorgan umfliegen und nicht selten sogar, nachdem sie sich zum Saugen niedergesetzt haben, den weißlichen Wulst erkennen lassen. Sie markieren also offensichtlich den Trachtort mit dem Duftstoff. Diese Beobachtung war der Schlüssel, der das Tor zur experimentellen Untersuchung der physiologischen Wirkung des Duftorgans aufschloß, denn nun hatte man die Möglichkeit die Bienen dazu zu bringen, an einem bestimmten Platz unter weitgehend kontrollierbaren Bedingungen ihr Duftorgan auszustülpen. Daß sie dies tatsächlich nur tun, um den Fundort mit dem Sterzelduft zu markieren, und nicht um ihrer „Freude" über die ergiebige Trachtquelle Ausdruck zu verleihen, hat v. FRISCH durch ein treffendes Experiment augenscheinlich gemacht: Wenn er „spärlich fütterte und dann plötzlich viel Zuckerwasser in das Schälchen fließen ließ, zeigte keines der anwesenden Tiere sein Duftorgan. Und die ‚Freude' müßte doch groß sein, wenn sie sich eben noch so plagen mußten und plötzlich aus dem Vollen trinken konnten."

v. BUTTEL-REEPEN liebte es noch, von Affekten zu sprechen (1915), v. FRISCH dagegen versuchte die Wirkung des Geruchstoffes zu analysieren. Die in der zitierten Arbeit (v. FRISCH 1923/24) veröffentlichten Untersuchungen brachten eine Anzahl weiterer Einsichten: Nicht der „Sterzelton", sondern der *Duft* des Duftorgans ist von biologischer Bedeutung. Er wirkt anlockend und erleichtert alarmierten Stockgenossinnen das Auffinden einer reichen Trachtquelle: Verklebt man

den Sammlerinnen, die an einem von zwei benachbarten Futterplätzen verkehren, das Duftorgan mit einer Schellackkappe, so fliegen die meisten Neulinge den anderen Futterplatz an, an dem die dort verkehrenden Trachtbienen ihre Dufttaschen ungehindert ausstülpen konnten. — Fließen die Quellen nur spärlich, oder wird verdünntes Zuckerwasser geboten, so wird zwar noch weitergesammelt, aber eine Alarmierung von Neulingen im Stock durch Tänze unterbleibt, und dann unterbleibt rationellerweise am Futterplatz auch das Ausstülpen der duftenden Tasche. „Je länger eine Biene auf den Waben getanzt hat, desto ausgiebiger erfolgt im allgemeinen bei ihrer Rückkehr zum Futter das ‚Beduften' des Platzes" (v. Frisch 1923/24)[1].

Alle diese Versuche wurden mit Bienen durchgeführt, die an künstlichen Trachtquellen, an Zuckerwasserschälchen, sammelten. An Blüten hatte man sie bisher noch nie mit ausgestülptem Duftorgan gesehen. Der Einwand von Jacobs (1925), „daß in diesem Fall der Gebrauch des Duftorgans eine Ausnahme" sei, da „in der Natur die Bienen wohl niemals eine so reiche Trachtquelle finden", war also berechtigt. Ein Jahr später jedoch konnten v. Frisch und Rösch (1926) nachweisen, daß Sammlerinnen auch an Blüten das Duftorgan betätigen sobald das Nektar- oder Pollenangebot groß genug ist[2].

In derselben Arbeit schildern die Verfasser außerdem einen Versuch, mit dessen Hilfe sie eine Frage zu lösen hofften, die Imker und Forscher brennend interessierte, die Frage nämlich, ob der Duftstoff stockspezifisch ist und nur die Volksgenossinnen der Sammelbiene anlockt, die das Duftorgan betätigt, oder ob er von einheitlicher Natur ist und auf *alle* Bienen, aus welchem Stock sie auch immer stammen mögen, gleichermaßen anziehend wirkt. Das Ergebnis dieses Versuches wies auf eine stockspezifische Wirkung des Duftorganduftes hin. Wir werden weiter unten (S. 425ff.) noch genauer darauf eingehen.

Einige Jahre später stellte R. Wojtusiak (1934) auf Anregung von v. Frisch weitere Untersuchungen über die Bedeutung des Duftorgans an. Er kam — obwohl er mit der gleichen Methode arbeitete — jedoch

[1] Lindauer (1949) hat einige Male Sammlerinnen beobachtet, die ohne vorher getanzt zu haben am Futterplatz ihr Duftorgan ausstülpten.

[2] Bei eingehender Überlegung erscheint es gar nicht verwunderlich, daß man im Freien kaum Bienen beobachten kann, die ihre Trachtquelle mit ausgestülpter Dufttasche umfliegen. Fast immer fällt ja der Blütenbesuch der Immen erst dann auf, wenn sie schon in großen Massen den Fundort ausbeuten. Dann herrschen aber die Bedingungen einer spärlichen Tracht; zur Ansammlung größerer Nektar- oder Pollenmengen kommt es nicht mehr und die Alarmierungstänze haben längst ihren Höhepunkt überschritten. Zudem ist es sehr schwierig und vom Zufall abhängig, unter den die Blüten umfliegenden Bienen eine einzelne, eben vom Stock wiederkehrende, ins Auge zu fassen, um sie daraufhin zu prüfen, ob sie mit ausgestülpter Dufttasche angeflogen kommt.

zu dem entgegengesetzten Resultat: Der an einer reichen Trachtquelle ausgeschüttete Duft des Duftorgans wirke gleichermaßen anziehend auf alle Bienen, gleichgültig aus welchem Stock sie stammen. Ein stockspezifischer Charakter sei ihm *nicht* eigen[1].

Um diese Widersprüche zu klären, habe ich — durch Prof. v. FRISCH dazu angeregt — das Problem angegangen. Noch während dieser Arbeit wurden in Holland und England Untersuchungen über das gleiche Thema veröffentlicht. Ich werde später, bei der Schilderung meiner eigenen Experimente, darauf eingehen. Vorher wollen wir uns zunächst mit der Morphologie des Duftorgans befassen und daran anschließend möglichst vollständig alle jene Gegebenheiten kennenlernen, bei denen die Biene von ihrem Duftorgan Gebrauch macht, oder bei denen der Sterzelduft eine Rolle spielen könnte.

Die Morphologie des Duftorgans[2]

Am Aufbau des Duftorgans sind das vordere Drittel des 7. Abdominaltergits und die davor liegende Intersegmentalhaut beteiligt. Betrachtet man ein freipräpariertes 7. Tergit unter dem Mikroskop, so fallen zwei deutlich unterscheidbare Bezirke auf, ein hinterer, dunkler und dicht behaarter und ein farbloser und unbehaarter vorderer. Beide Teile sind durch eine scharfe Linie, die von Stigma zu Stigma führt (Stigmentfalte; *Sf* in Abb. 2A) voneinander geschieden. Davor sind drei weitere linienförmige Strukturen erkennbar: die als Antecosta bezeichnete vordere Tergitgrenze *(Ac)*, an der die Intersegmentalhaut ansetzt, die Vorderrandleiste *(Vl)* und die Bogenfalte *(Bf)*.

Am Schnitt (Abb. 2B) erkennen wir die Antecosta als schwache und die Vorderrandleiste als kräftige, leistenförmige Chitinverdickungen, die beiden anderen Linien aber als Auffaltungen des Chitinpanzers. Die Bogenfalte *Bf* bildet die hintere Wand einer querverlaufenden, relativ breiten Rinne *(Ri)*, die vorne, von der sich nach oben umbiegenden Intersegmentalhaut begrenzt wird. In der Ruhelage zieht letztere unter dem 6. Tergit nach hinten, schließt die Rinne nahezu vollständig zur Röhre und legt sich auf den glatten, haarlosen Bezirk zwischen *Bf* und *Sf*. Vor der Verwachsungsnaht, entlang dem Hinterrand der 6. Rückenschuppe, ist sie faltenförmig umgeschlagen.

Die Drüsenzellen (600—700) liegen zum größten Teil unter der vorderen Hälfte des Teiles von Tergit 7, der von der Stigmentfalte hinten und der Bogenfalte vorne begrenzt wird. Ihre Ausführungsgänge, die Sekretkanälchen, beginnen bereits in den Zellen, durchziehen sie in weiten Schleifen und münden nach mehr oder weniger langem freien Verlauf einzeln in den Boden der Rinne. Nun wird auch deren Bedeutung klar: Sie dient als Reservoir für abgesondertes Drüsensekret.

Nicht ganz verständlich erscheint auf den ersten Blick, warum der Verschlußmechanismus des Duftorgans flächig ausgebildet ist. Am Schnitt (Abb. 2B) ist deutlich zu erkennen, daß dann, wenn die Rinne bis obenhin mit Duftsekret erfüllt ist, dieses auf das Plateau zwischen *Bf* und *Sf* überfließen muß. Die Atembewegungen des Tieres müssen diesen Vorgang noch verstärken. Durch sie werden

[1] Diese Arbeit wurde nicht abgeschlossen und nicht veröffentlicht. Das Manuskript liegt vor.

[2] Ausführliche Darstellung der Anatomie und Histologie des Duftorgans bei JACOBS (1925).

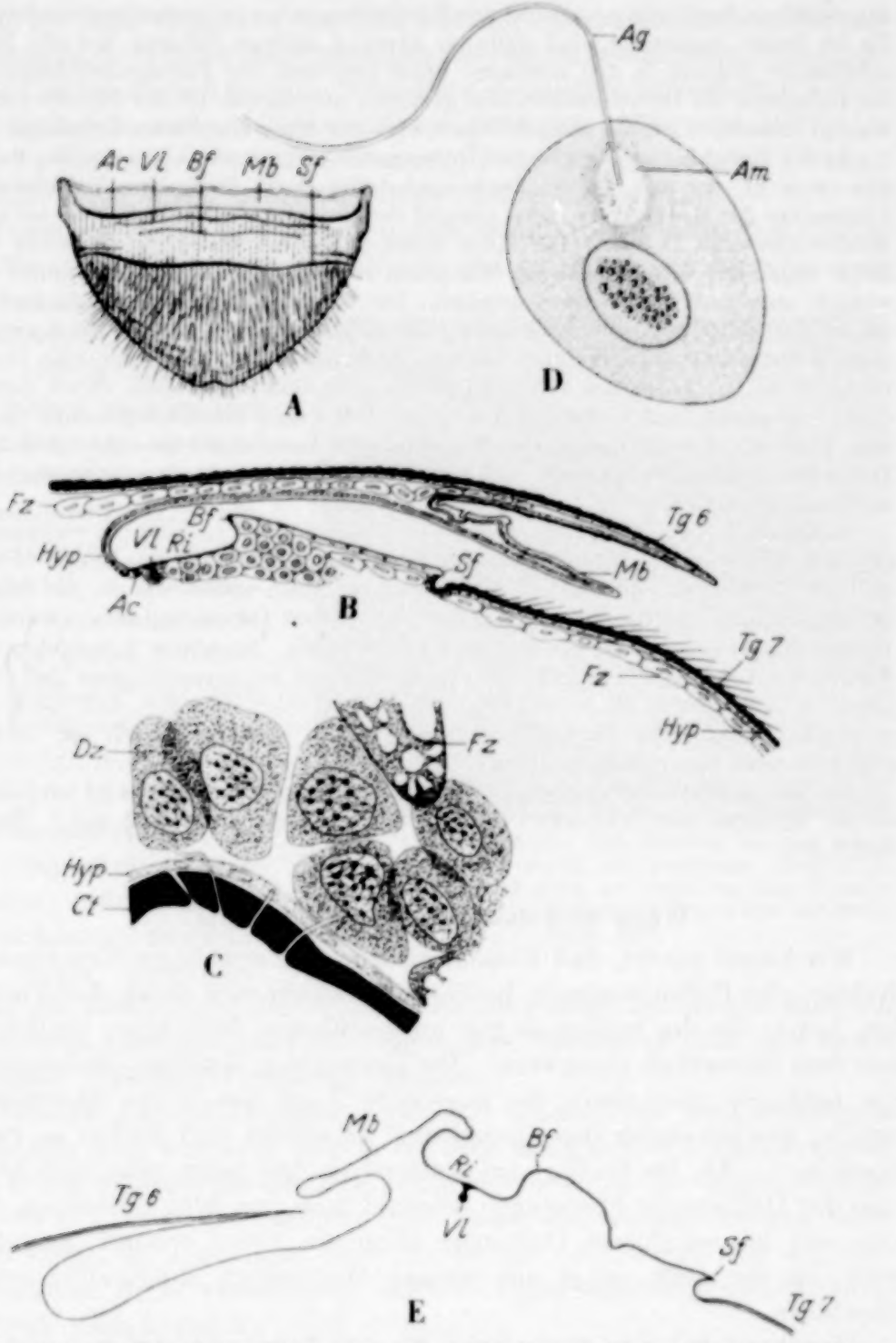

Abb. 2. Das Duftorgan der Honigbiene (Arbeiterin). A Abdominaltergit 7 von dorsal. B Längsschnitt durch die Tergite 6 und 7. C eine Gruppe von Drüsenzellen mit Ausführungsgängen. D eine einzelne Drüsenzelle. E Schnitt durch das ausgestülpte Duftorgan. A und B nach SNODGRAS (1956); C und D nach MCINDOO (1914); E nach JACOBS (1925). — Es bedeuten: *Ac* Antecosta; *Ag* Ausführungsgang; *Am* Ampulle; *Bf* Bogenfalte; *Ct* Cuticula; *Dz* Drüsenzellen; *Fz* Fettzellen; *Hyp* Hypodermis; *Mb* Intersegmentalhaut; *Ri* Rinne; *Sf* Stigmenfalte; *Tg 6* und *Tg 7* Tergit 6 und 7; *Vl* Vorderrandleiste

die einzelnen Segmente — parallel zur Körperlängsachse — gegeneinander bewegt. Es ist leicht einzusehen, daß dadurch dauernd geringe Mengen des die Rinne erfüllenden Sekrets in den schmalen Spalt zwischen der Plateauoberfläche und der Unterseite der Intersegmentalhaut gelangen und dort in dünner Schicht verteilt werden müssen. Erst am tätigen Organ wird das Sinnvolle dieses Vorganges klar.

In der Ruhelage ist das gesamte Duftorgan vom hinteren Abschnitt des 6. Tergits verdeckt, das sich wie ein Dachziegel darüberlegt. Beim Sterzeln bildet die Längsachse des Körpers, die sonst parallel zur Unterlage verläuft, mit dieser einen Winkel von etwa 20—40°. Der Kopf berührt fast den Boden (nicht selten wird dieser sogar mit weit gespreizten Mandibeln erfaßt), das Abdomen ist mehr oder weniger steil nach hinten oben erhoben. Die vor dem Duftorgan liegenden Segmente sind dabei noch mehr als sonst ineinandergeschoben, so daß die normalerweise leicht gewölbte Rückenlinie bis zum Ende des 6. Tergits nahezu eine Gerade bildet (Abb. 1). Allein das 7. Tergit ist um eine Querachse nach unten gedreht und zwar soweit, daß nicht nur der blasse Teil dieses Rückensegmentes (Rinne und Plateau), sondern auch die Intersegmentalhaut sichtbar wird (Abb. 2E). Durch Blutdruck hervorgewölbt, fällt diese Körperregion als der bereits beschriebene weißliche Wulst auf.

Sämtliche Teile des Duftorgans (die Rinne, das Plateau und die Intersegmentalhaut) werden also mit großer Oberfläche dargeboten. Da sie alle mit Sekret benetzt sind, ist die gesamte Verdunstungsoberfläche erheblich größer als die des Sekretbehälters allein. Der flächige und auf den ersten Blick als mangelhaft erscheinende Verschlußmechanismus ist somit höchst zweckmäßig. Er erfüllt 2 Aufgaben: Im Ruhezustand verschließt er die Rinne ausreichend gut, bei ausgestülptem Duftorgan jedoch funktioniert er als Verdunstungsfläche und trägt dazu bei, daß rasch ausreichende Mengen des Duftstoffes abdiffundieren können. Durch das Flügelschwirren wird dieser Vorgang verstärkt.

Die Bedeutung der Stigmenfalte *(Sf)* ist nicht ganz klar. Vielleicht wird durch sie ein Abfließen des Duftstoffes auf den hinteren, behaarten Teil des 7. Tergits verhindert.

Wann wird das Duftorgan ausgestülpt?

Wir haben gehört, daß Bienen, die an einer ergiebigen Trachtquelle Nektar oder Pollen sammeln, bei ihrer Rückkehr vom Stock den Trachtort, indem sie ihn mehrmals mit ausgestülptem Duftorgan umfliegen, mit dem Sterzelduft markieren[1]. Die alarmierten Neulinge, denen durch die tanzende Sammlerin die ungefähre Lage des Zieles übermittelt wurde, werden durch den Geruchstoff angelockt und finden so rasch dorthin. — Als Beobachter am Futtertischchen kann man sich leicht von der Duftabgabe überzeugen. Sobald man von dem Luftstrom, den eine mit ausgestülptem Duftorgan fliegende Biene erzeugt, getroffen wird, ist der Duft selbst aus einigen Dezimetern Entfernung wahrzunehmen.

Manchmal hat eine Sammlerin, die sich bereits gesetzt hat und am Schälchen saugt, das Nassonoffsche Organ noch mehrere Sekunden lang ausgestülpt, aber nur sehr selten fächelt sie dabei mit den Flügeln

[1] In Bienenräumen sieht man nicht zu selten auch Wassersammlerinnen an der Tränke von ihrem Duftorgan Gebrauch machen.

(Abb. 3). Ein typisches Sterzeln mit der charakteristischen Körperhaltung (s. S. 418) ist am Futterplatz fast nie zu beobachten. Einigemal sah ich es bei Bienen eines im Glashaus des Instituts aufgestellten Volkes und später in meinen Bienenräumen (Renner 1955a und 1957), als diese zu Beginn der Versuche, Bienen in künstlich beleuchteten Räumen zu halten, nur mit 4 Leuchtstoffröhren bestückt waren.

Dann kam es nicht selten vor, daß Sammlerinnen nach dem Anflug am Futtertischchen, während sie, ab und zu anhaltend, langsam vom Tischrand zum Zuckerwasserschälchen schritten, richtig sterzelten. Wir haben es hier aber offensichtlich mit einem durch die Umstände der Haltung bedingten Sonderfall zu tun; mit einem Sonderfall allerdings, der ausgezeichnet in die Gruppe jener Situationen paßt, die das Sterzeln normalerweise auslösen (s. S. 423, Absatz e).

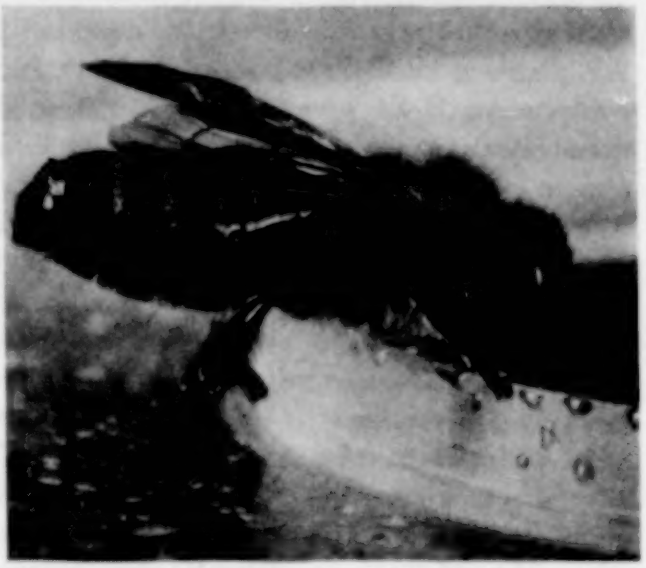

Abb. 3. Eine Sammlerin hat, während sie am Schälchen Zuckerwasser saugt, ihr Duftorgan ausgestülpt. Der Hinterleib wird dabei, im Gegensatz zum Sterzeln, höchstens waagrecht gehalten; die Flügel sind unbewegt. Aufn. Verf.

Um eine Ausweitung des Begriffes zu vermeiden, sollte man die Bezeichnung „Sterzeln" nur dann verwenden, wenn die Biene die dafür typische Haltung zeigt, im übrigen aber nur von einem Gebrauch oder Ausstülpen des Duftorgans oder von einem Beduften oder Beduftungsflug sprechen.

Freilich gibt es Übergänge von nur schwach bis steil erhobenem Abdomen und von sehr flauem bis sehr energischem Flügelschwirren, von einem mäßigen bis sehr deutlichen Hervortreten des weißen Wulstes. Trotzdem aber ist die Stellung einer Biene, die, während sie am Schälchen saugt, ihr Duftorgan hervortreten läßt, so deutlich von der einer sterzelnden Biene verschieden, daß die Begriffsscheidung gerechtfertigt ist (vgl. Abb. 1 und 3).

Ein Flügelschwirren im Sitzen zeigen die Bienen übrigens auch noch bei einer anderen Tätigkeit, nämlich beim Fächeln. Es ist an Tracht- und Futtertagen besonders häufig zu beobachten und dient der Lufterneuerung im Stock und der Temperatur- und Feuchtigkeitsregulation [Huber 1814, Jessup 1924 (zitiert nach Ribbands 1953), Hazelhoff

1941, LINDAUER 1954]. Beim Fächeln bleibt das Duftorgan verschlossen und statt der Spitze des Hinterleibes ist dessen Mitte hochgezogen; das Abdomenende ist nach abwärts gebogen. Fächeln und Sterzeln wurden — besonders in der älteren Literatur (UNHOCH 1823, KLEINE 1858, PEREZ 1894) — oft verwechselt. Im englischen Sprachbereich gibt es bis heute für beide Tätigkeiten nur ein Wort, so daß erklärende Beifügungen nötig sind, um klarzustellen ob unter „fanning" das Sterzeln oder Fächeln gemeint ist.

Am regelmäßigsten kann man sterzelnde Bienen an warmen Sommertagen nachmittags vor dem Stockeingang beobachten. Es ist dies die Zeit des sog. Vorspiels. Viele hundert Immen fliegen mit zur Beute gerichtetem Kopf in einigen Dezimetern bis 1—2 m Entfernung vor ihrer Behausung hin und her; ständig kommen neue hinzu, während andere am Flugbrett landen und nun sofort heftig zu sterzeln beginnen. Alle sind sie dabei so ausgerichtet, daß das Abdomenende vom Stock wegweist. Der von den fächelnden Flügeln erzeugte Luft- und Duftstrom zieht also nach außen, vom Flugloch weg. Die Bedeutung dieser Duftabgabe ist hier offensichtlich: Am Vorspiel beteiligen sich in erster Linie jüngere Bienen, die bisher keine Gelegenheit hatten, ihre Behausung von außen zu sehen. Während des Vorspiels lernen sie das Aussehen ihres Stockes und seine Lage relativ zu auffälligen Merkmalen seiner Umgebung kennen. Es handelt sich also dabei um einen Orientierungsflug (WOLF 1926 und 1927). Das Sterzeln am Stockeingang hat ganz offensichtlich den Zweck, den vorspielenden Bienen das Heimfinden zu erleichtern. Die gerichtete Duftfahne lockt sie an und weist ihnen den Weg zurück.

Eine ähnliche Situation kann man künstlich erzeugen, wenn man eine Wabe in der Nähe des Flugloches abklopft. Erst rennen die Bienen wirr umher, sobald aber die ersten das Flugloch gefunden haben, bleiben sie mit zum Stockeingang weisendem Kopf stehen und beginnen zu sterzeln. Das wird von den dahinter befindlichen, die sich gleichermaßen ausrichten, ebenfalls aufgenommen und bald ziehen sie alle strahlenförmig geordnet, langsam in die Beute ein. Je länger die abgeklopfte Wabe außerhalb des Stockes war, um so anhaltender und lebhafter wird gesterzelt.

Ebenso wie diese Bienen verhält sich ein Bienenschwarm, der in seine neue Behausung einzieht. Aber auch schon vorher, wenn sich der Schwarm unmittelbar nach seinem Auszug aus dem Mutterstock zur Schwarmtraube niederläßt, machen die Bienen von ihrem Duftorgan Gebrauch.

Vor dem Flugloch wird auch gesterzelt, solange sich die Königin während ihrer Begattungsflüge außerhalb des Stockes befindet (v. BUTTEL-REEPEN 1900, HEROLD 1952), oder wenn man einem weisellosen

Volk eine Königin zulaufen läßt (Butler 1954). Massenhaft sterzelnde Bienen kann beobachten, wer einen Stock, der einige Male kräftig gestoßen wurde, öffnet (Jacobs 1925) oder bei längerem Hantieren an der geöffneten Beute die Bienen zu sehr stört (Becker 1958). Verschließt man untertags das Flugloch eines Bienenstockes oder verschiebt man ihn seitlich um einige Dezimeter, so fangen die heimkehrenden und aufgeregt suchenden Bienen zu sterzeln an, sobald der Zugang zur Beute wieder frei ist, bzw. sobald sie den Eingang gefunden haben.

Für die Fälle, die wir bis jetzt betrachtet haben, war charakteristisch, daß immer viele Bienen gleichzeitig sterzelten; nicht zu selten jedoch ist es möglich, auch einzelne Bienen bei dieser Tätigkeit zu beobachten: Von Trachtausflügen heimkehrende Sammlerinnen eilen meist ohne Aufenthalt in den Stock, manchmal jedoch verweilen sie mehr oder weniger lang sterzelnd vor dem Flugloch und zwar besonders dann, wenn dieses nicht gleich gefunden wurde. Fängt man eine Biene vor dem Flugloch ab und sperrt sie einige Zeit ein, so beginnt sie sofort heftig zu sterzeln, sobald sie zurückkehrend am Eingang der Behausung gelandet ist. Butler und Free (1952) beobachteten, daß einzelne Bienen, die kurze Zeit arretiert waren, fast ausnahmslos sterzelten, wenn sie in der Nähe anderer, stockeigener oder stockfremder Bienen, die an einer künstlichen Trachtquelle sammelten, entlassen wurden.

Spurbienen, die einen Nistplatz für ihren Schwarm ausfindig gemacht haben, verkünden dies durch Tänze ihren Schwarmgenossen. Dazwischen fliegen sie immer wieder zum Nistplatz zurück. Dort sterzeln sie oft lebhaft und ausdauernd (Lindauer 1951).

Die Bienen machen in so verschiedenen Grundsituationen von ihrem Duftorgan Gebrauch, daß es unwahrscheinlich erscheint, daß die Ereignisse, die diese Tätigkeit auslösen, letztlich von einheitlicher Natur sind. Immerhin ist es denkbar. Eine klare Entscheidung jedoch, ob dies zutrifft oder nicht, ist zur Zeit noch nicht möglich. Trotzdem halte ich es im Rahmen vorliegender Arbeit für gerechtfertigt, näher auf dieses ethologische Problem einzugehen. Die sich damit befassenden Ausführungen des nächsten Kapitels haben — ich möchte dies besonders betonen — hypothetischen Charakter; sie umreißen nur die Arbeitshypothese, auf der noch laufende Untersuchungen basieren.

Über die das Ausstülpen des Duftorgans auslösenden Mechanismen

Wenn wir die ihren Trachtort markierenden Sammlerinnen und die den neuen Nistplatz beduftenden Spurbienen außer acht lassen und nur die übrigen Situationen analysieren, Gemeinsames von Uneinheitlichem trennend, so finden wir, daß in allen Fällen die Bienen mehr oder weniger lang den *gewohnten* Kontakt mit ihren Genossinnen oder der Königin verloren hatten. Die Beendigung dieses Zustandes, also

die Kontakt(wieder)aufnahme, löst offenbar das Sterzeln aus. Weil für die Bienen der verschiedenen Altersstufen und damit der verschiedenen Arbeitskasten der *gewohnte* Kontakt sehr verschieden sein kann, sind auch die äußeren Erscheinungen der Situation sehr unterschiedlich.

Die Bienen im Stock z. B. haben einen sehr engen Kontakt miteinander. Darum genügt schon eine Erschütterung und ein Öffnen der Beute, um die enge Nachbarschaft der Individuen zu stören. Verlust des Kontaktes und seine Wiederaufnahme folgen in diesem Fall auf Grund der räumlichen Verhältnisse so rasch aufeinander, daß hier leicht der Eindruck entsteht, die Störung allein genügte schon als auslösendes Ereignis. Daß dem nicht so ist, ist folgender Beobachtung zu entnehmen: Wenn man am geöffneten und gestörten Stock hantiert, fliegen natürlich auch immer viele Bienen auf. Landen sie danach im engeren Bereich des Stockes, dort wo sich andere ihres Volkes aufhalten, auf den Waben oder am Flugbrett, so sterzeln sie meist, nicht aber, wenn sie sich an entfernteren Gegenständen niederlassen; wenigstens nicht, solange sie dort allein sind. Eine ähnliche Situation, die ich in Bienenräumen des öfteren beobachten konnte, mag hier als weiteres Argument aufgeführt werden. In ungenügend beleuchteten Bienenräumen finden Jungbienen, die erstmals ausfliegen, manchmal nicht in den Stock zurück. Sie setzen sich dann, nachdem sie einige Zeit herumgeflogen sind, irgendwo an der Wand nieder. Solange sie dort allein sitzen, sterzeln sie niemals, wohl aber, wenn nach längerem (1—2stündigem) „ratlosem" Herumsitzen sich eine weitere Biene hinzugesellt.

Auch für die erstmals zum Vorspiel und Orientierungsflug ausfliegenden Jungbienen dürfte, obwohl sie sich ohne Zweifel in Flugstimmung befinden, die Appetenz nach einem relativ engen Kontakt mit den Genossinnen weiterbestehen. Dies ist geradezu zu fordern, da sonst die Gefahr bestünde, daß sie sich zu weit vom Stock entfernen und verlorengehen würden. Während zu Beginn des Vorspiels wohl die Flugstimmung überwiegt, wird die Beendigung desselben seine Ursache in einem Überwiegen der Stockstimmung haben. Die Rückkehr bringt die Wiederaufnahme des erstrebten engen Kontaktes und löst somit das Sterzeln aus.

Für die flugerfahrenen Pollen-, Nektar- und Wassersammlerinnen dagegen ist während der Trachtflüge die Bindung an ihre Genossinnen naturgemäß erheblich lockerer[1]. Wie nicht anders zu erwarten, unterbleibt in diesem Fall nach der Rückkehr normalerweise eine Betätigung des Duftorgans. Aber hier gibt es — wie wir auf S. 421 dargelegt

[1] Man kann, anthropomorph ausgedrückt, annehmen, daß sie in dieser Situation den tatsächlichen Kontaktverlust nicht als solchen empfinden.

haben — Ausnahmen: Manchmal sterzeln auch heimkehrende Sammlerinnen. Nichts zwingt uns jedoch zu der Annahme, daß es sich dabei um flugerfahrene Tiere handelt, die schon so mit der Umgebung ihres Stockes vertraut sind, daß sie nach erfolgreicher Sammeltätigkeit sofort und ohne Schwierigkeiten zurückfinden. Es ist ohne weiteres vorstellbar, daß eine plötzliche Unorientiertheit die Appetenz nach einem sehr engen Kontakt mit den Genossinnen zur Folge hat. Von diesem Moment an bedeutet die Rückkehr die Wiederaufnahme der ersehnten engen Nachbarschaft und wird somit zum Sterzeln führen.

Einige Beobachtungen mögen diese Annahme rechtfertigen. a) Fängt man am Stockeingang eine Sammlerin vorsichtig weg, indem man sie in ein Glasröhrchen laufen läßt und sperrt sie einige Zeit ein, bevor man sie wieder in Freiheit setzt, so sterzelt sie nach ihrer Rückkehr heftig, während sie das nicht tut, wenn sie sofort wieder freigelassen wird. b) Macht man den gleichen Versuch mit flugunerfahrenen Jungbienen oder läßt man Sammlerinnen in einer ihnen unbekannten Gegend aus, so wird, vorausgesetzt daß sie überhaupt heimfinden, ebenfalls gesterzelt (s. L. Becker 1958)[1]. c) Wird untertags ein Bienenstock um einige Dezimeter seitlich verstellt, so daß die Heimkehrer erst danach suchen müssen, so sterzeln in dem Augenblick, in dem sie das Flugbrett und den Eingang wieder entdeckt haben, alle lebhaft. d) Beobachtet man im Freien am Flugbrett die Rückkehr gut eingeflogener gezeichneter Sammlerinnen, die von einem *künstlichen* Futterplatz Zuckerwasser eintragen, so wird man *vergeblich* darauf warten, eine von ihnen nach der Heimkehr sterzeln zu sehen. e) In schlecht beleuchteten Bienenräumen dagegen sind sterzelnde Sammlerinnen nicht nur am Flugbrett, sondern auch am Futtertisch zu beobachten (s. S. 419). Gerade dieses anomale Verhalten der Bienen spricht für die Richtigkeit unserer Theorie. Unter diesen Bedingungen (den Flug begrenzender Raum, keine Sonne und schlechte Beleuchtung) bestanden offensichtlich Orientierungsschwierigkeiten, und zwar so große, daß schon der Kontakt mit den übrigen am Futterplatz verkehrenden Genossinnen typisches Sterzeln auszulösen vermag[2].

Nicht so zwanglos läßt sich allerdings das Sterzeln der Bienen *während* des Orientierungs- und Begattungsfluges der Königin erklären. Vielleicht aber liegen hier Gestörtsein und Kontaktverlust einerseits und Kontaktwiederaufnahme andererseits ebenso eng benachbart, wie beim Öffnen eines Stockes. In diesem Fall ist die Abwesenheit der Königin die Situation, die als Kontaktverlust empfunden wird und die

[1] Ähnliche Beobachtungen machte schon Sladen (1901, 1902). Er beobachtete, daß junge und ermattete Bienen nach ihrer Rückkehr zum Stock sterzeln.

[2] Siehe auch Butler und Free 1952 (S. 282). Auch dort sterzelten Bienen, weil sie durch die Versuchsanordnung gestört oder desorientiert worden waren.

ein Kontaktsucheverhalten auslöst. Da sich die Bienen aber im Verband ihres Stockes befinden, erfolgt, ebenso wie dort, die das Sterzeln auslösende Kontaktaufnahme mit Stockgenossinnen unmittelbar darauf.

Von den zwei auf S. 421 genannten Fällen abgesehen, sprechen also alle Beobachtungen für unsere Hypothese[1]. Jene lassen sich allerdings so nicht erklären, denn Sammlerinnen und Spurbienen, die vor der Wiederkehr zum Trachtort getanzt hatten, stülpen ihr Duftorgan auch dann aus, wenn sie sich allein dort befinden. Aber vielleicht muß man hier das, was oben (S. 421) als auslösende Situation bezeichnet wurde, nur weiter fassen. Das Objekt, mit dem nach mehr oder weniger langer Abwesenheit wieder der „ersehnte" Kontakt aufgenommen wird, kann (anstatt eine Volksgenossin) auch ein Futter- oder Nistplatz sein. Sind beide von genügend hoher Qualität, so wird der Zustand des Ferneseins als Kontaktverlust empfunden, dessen Beendigung (= die Wiederkehr) dann das Sterzeln auslöst.

Die Bedeutung der Duftabgabe

1. Sterzeln als soziale Handlung

Die Bedeutung der Duftabgabe ist offensichtlich und besteht darin, Stockgenossinnen anzulocken (s. dazu S. 414 und S. 420/421). Die anlockende Wirkung des Duftsekretes und die hohe Empfindlichkeit der Bienengeruchsorgane für diesen Stoff ist bewiesen (v. FRISCH 1923/24, FISCHER 1957). Auf den ersten Blick unverständlich erscheint uns in diesem Zusammenhang allerdings das Verhalten einzelner Bienen, die aus unbekanntem Gelände oder nach einem Arrest zum Stock zurückkehrend, am Flugbrett sterzeln (s. S. 423). Hier sei, so könnte man meinen, die Betätigung des Duftorgans geradezu sinnlos, da ja der sterzelnden Biene das Mißgeschick allein passiert war und folglich keine anderen angelockt werden müssen. Ihr Verhalten wird uns jedoch sofort verständlich, wenn wir die Tatsache, daß die Biene ein soziales Wesen ist, berücksichtigen. Ihr ganzes Verhalten ist auf die Sozietät abgestimmt und wie viele ihrer Eigenheiten, so ist auch diese nur in diesem Zusammenhang begreiflich. Sie kann, so ist man geneigt zu sagen, gar nicht anders als sozial handeln, und zwar auch da, wo es weder notwendig noch sinnvoll ist. Solche Fälle sind aber in einer derartigen Gemeinschaft äußerst selten; meist wird ein Mißgeschick, das einem einzelnen Individuum passiert, auch anderen Angehörigen der Gemeinschaft zustoßen. Von dieser Warte aus betrachtet, wird das Sinnvolle des Verhaltens einzeln sterzelnder Bienen sofort offenkundig.

[1] Es mag in diesem Zusammenhang darauf hingewiesen werden, daß die Meinung der alten Bienenmeister und der Imker „eine sterzelnde Biene freue sich", den Sachverhalt zwar anthropomorph deutet, ihn aber trotzdem treffend kennzeichnet.

Zwei Beispiele: Auch eine Biene, die allein vorspielt, wird nach Beendigung dieser Tätigkeit am Flugbrett sterzeln, obwohl keine weiteren Angehörigen des Volkes da sind, denen die Rückkehr durch den Duftorganduft erleichtert werden kann. Eine Situation dieser Art wird aber höchst selten eintreten, da immer viele bis sehr viele Jungbienen gleichzeitig ihren Orientierungsflug unternehmen. Wenn wir das berücksichtigen, wird sofort klar, daß das, was für ein einzelnes Individuum (in einem Sonderfall) sinnlos und unzweckmäßig erscheint, normalerweise zweckmäßig ist.

In dem zweiten Beispiel wollen wir nochmal bei den nach ihrer Heimkehr sterzelnden Sammlerinnen verweilen. Wir wissen, daß es sich dabei zum überwiegenden Teil um Bienen handelt, die noch nicht voll orientiert waren. Dies sei, so könnte man meinen, sicher nur selten der Fall und könnte darum überzeugt sein, daß das Sterzeln hier wirklich keinen Sinn habe. Wer so denkt, vergißt jedoch, daß im Sommer sich neue, ergiebige Trachtquellen häufig sehr plötzlich auftun. Nun werden rationellerweise durch lebhafte und anhaltende Tänze alle verfügbaren Sammlerinnen und damit auch noch relativ ortsunkundige und nur wenig flugerfahrene Jungbienen alarmiert. Diese sterzeln am Flugbrett und erleichtern so ihren gleichaltrigen Genossinnen die Rückkehr. Wieder wird das Zweckmäßige dieses Verhaltens erst deutlich, wenn ein Normal- und kein konstruierter oder außergewöhnlicher Sonderfall betrachtet wird. In einen solchen Normalfall sind aber fast immer mehr oder weniger große Teile der Sozietät und nicht nur einzelne Individuen verwickelt.

Ich möchte in diesem Zusammenhang noch auf folgendes hinweisen: Man kann das Sinnvolle im Verhalten einzeln sterzelnder Bienen erkennen, wenn man berücksichtigt, daß es sich dabei um staatenbildende Insekten handelt. Es ist aber auch umgekehrt möglich, darin einen weiteren Beweis dafür zu sehen, daß das gesamte Verhalten der Bienen sozial ausgerichtet ist.

2. Duftorganduft und Nestgeruch

In Imkerkreisen ist man seit langer Zeit einstimmig der Meinung, daß jedes Bienenvolk einen spezifischen Volksgeruch besitze, der sowohl der Behausung als auch jeder einzelnen Biene anhafte und sie so als volkseigen bzw. volksfremd kenntlich mache. Ich will auf die imkerlichen Beobachtungen und Erfahrungen, auf denen diese Überzeugung basiert, nicht näher eingehen und verweise auf die Literatur (z. B. Zander 1947, Kaltofen 1951, Ribbands 1953).

Die Meinungen darüber, wie dieser Volks- oder Nestgeruch zustande komme, gehen jedoch sowohl bei Imkern als auch bei Zoologen auseinander. Ein Teil hält exogene Faktoren (wie z. B. den Eigengeruch

der Beute) für allein wirksam, während der andere, wohl überwiegende Teil, endogene Komponenten (also von den Körpern der Tiere selbst erzeugte Geruchstoffe) in erster Linie für den charakteristischen Nestgeruch verantwortlich macht. Wie dem auch sei, an der äußerst komplexen Natur des Volksduftes ist nicht zu zweifeln. Im folgenden aufgeführte Gerüche und Geruchsträger können oder könnten dabei eine mehr oder weniger große Rolle spielen:

1. Individuelle Körpereigengerüche:
   a) der Königin, b) der Arbeitsbienen, c) der Drohnen.
2. Ein erblich bedingter und allen 3 Bienenwesen gemeinsamer Körpereigengeruch (Familiengeruch nach v. BUTTEL-REEPEN 1900).
3. Der Duft des Duftorgans der Arbeitsbienen.
4. Der Geruch der Brut: a) offener junger Brut,
   b) offener alter Brut, c) gedeckelter Brut.
5. Der Geruch des Futterbreies.
6. Der Wachsgeruch.
7. Der Geruch des Nektars und des Honigs.
8. Der Geruch des Pollens.
9. Der Geruch des Kittharzes (Propolis).
10. An den Bienenkörpern haftende Blütendüfte.
11. Der Geruch des eingetragenen Wassers (Bienen nehmen oft faules und jauchiges Wasser auf).
12. Der Eigengeruch der Behausung.

Die Vermutung, daß der Duft des Duftorgans dabei eine wesentliche Rolle spielen könne, hat — wie bereits auf S. 414 erwähnt — als erster v. BUTTEL-REEPEN geäußert. Eine stockspezifische Wirkung des Duftorganduftes setzt allerdings voraus, daß dieser Duft selbst stockspezifisch, also innerhalb einer Gemeinschaft von gleicher, bei verschiedenen Gemeinschaften aber von verschiedener Qualität ist. Die Meinung, daß dies tatsächlich zutrifft und daß darum der Sterzelduft in erster Linie für den Charakter des Volksgeruches verantwortlich sei, wird — gestützt durch die Ergebnisse der Untersuchungen von v. FRISCH und RÖSCH (1926) — seit v. BUTTEL-REEPEN von vielen Imkern und Zoologen vertreten, obwohl vor allem *eine* Erfahrung dagegen spricht: Man sollte doch erwarten, daß ein Drüsensekret, das als Volks- oder Nestduft von hoher Bedeutung ist, auch tatsächlich zum Beduften der Behausung verwendet wird. Davon kann jedoch keine Rede sein. Normalerweise wird das Duftorgan nur außerhalb und nie innerhalb der Beute ausgestülpt. Und gerade dort müßte sich der Sterzelduft doch viel länger halten als an den der Sonne, dem Regen und Wind ausgesetzten äußeren Teilen der Wohnung. Auch eine „Imprägnation" der Bienenkörper mit dem Duftstoff würde im Stock viel rationeller als im Freien durchgeführt werden können.

In diesem Zusammenhang mag noch folgende Überlegung Platz finden: Schwierigkeiten für die vom Ausflug zurückkehrenden Bienen

werden unter natürlichen Bedingungen, also bei wild lebenden Bienenvölkern, höchstens in bezug auf das *Wieder*finden des heimatlichen Baues auftreten, nicht aber in bezug auf das *Heraus*finden des eigenen Volkes aus einer Anzahl eng benachbarter Völker, weil der Fall, daß zwei oder mehrere Völker in ein und demselben Baum oder in nahe beieinanderliegenden Erdhöhlen hausen, sicher äußerst selten eintritt[1]. Die unnatürlichen Bedingungen der imkerlichen Bienenhaltung werden hier unzulässigerweise verallgemeinert. Unter natürlichen Verhältnissen ist eine spezifische Wirkung des Lockstoffes unnötig. Und unter den Bedingungen der imkerlichen Praxis hat sie, wenn sie vorhanden sein sollte, höchstens einen unzureichenden Erfolg, denn die von Trachtausflügen zurückkehrenden Sammlerinnen ziehen oft auch dann irrtümlich bei fremden Völkern ein, wenn dort am Flugbrett gesterzelt wird. Ein Versuch von Butler und Free (1952, S. 283) zeigt eklatant, daß sie sich nicht im geringsten um die unmittelbar neben ihnen heftig sterzelnden volksfremden Bienen kümmern.

Am Flugbrett des heimatlichen Volkes sterzelnde Bienen werden nicht selten von den Wachen geprüft. Anstatt diesen nun das Duftorgan zuzuwenden, um sich als stockzugehörig auszuweisen, wie es bei einer Stockspezifität des Lockduftes zu erwarten wäre, wird die Drüse sofort eingezogen, das Flügelschwirren beendet und Demutshaltung, bei der der Hinterleib bei *geschlossener* Dufttasche stark nach unten gebogen wird, eingenommen.

Diese Erfahrungen sprechen also gegen einen volksspezifischen Charakter des Sterzelduftes. Da aber andererseits an der Spezifität der Volksgerüche nicht gezweifelt werden kann, ist es naheliegend anzunehmen, daß dafür andere — exogene oder endogene — Faktoren maßgeblich sind. Wir werden später auf dieses Problem zurückkommen.

3. Ist eine volksspezifische Markierung einer Trachtquelle ein Vorteil?

Der Zweck, den eine volkscharakteristische Markierung einer Trachtquelle haben könnte, scheint, wenigstens auf den ersten Blick, augenfällig zu sein: Es sollten nur die alarmierten Volksgenossinnen, jedoch keine stockfremden Bienen angelockt werden. Ein guter Beobachter wird jedoch bald zumindest an der Wirksamkeit einer diesbezüglichen Markierung zweifeln. Erstens wirkt der Lockduft eines Volkes bestimmt nicht als Abschreckstoff auf die Angehörigen eines anderen Volkes. Diese werden also keineswegs davon abgehalten, eine bereits von anderen Völkern beflogene Trachtquelle anzufliegen. Und zwar auch dann nicht, wenn sie sehr klein ist, denn man sieht im Freien häufig an selbst relativ

[1] Es wäre noch zu untersuchen, ob Spurbienen in unmittelbarer Nähe eines fremden Bienenvolkes überhaupt einen Nistplatz suchen.

kleinen und isoliert stehenden Blütenständen Bienen sammeln, die auf Grund ihrer unterschiedlichen Färbung als Angehörige verschiedener Rassen und somit als Angehörige verschiedener Völker gut erkennbar sind. Zweitens ist unter natürlichen Bedingungen eine ergiebige Trachtquelle — und nur an solchen wird ja das Duftorgan ausgestülpt — meist so ausgedehnt und geruchlich und visuell so auffallend, daß sie, wenn sie sich als einzige im Flugbereich mehrerer Völker befindet, auf jeden Fall von allen entdeckt und beflogen wird. Sind aber mehrere, voneinander isolierte, ergiebige Futterquellen gleichzeitig vorhanden, so ist eine Duftmarkierung unnötig, weil — wie die Erfahrung lehrt — im allgemeinen jede von einem anderen Volk entdeckt und ausgebeutet wird.

Zu alledem erscheint ein Ausbeutungsmonopol zwar vom (bienen-) volksegoistischen Standpunkt aus betrachtet sinnvoll, nicht aber vom artegoistischen. Da die Immen bei ihrer Sammeltätigkeit die Bestäubung durchführen, hängt der Samenansatz weitgehend von der Zahl der Besuche ab. Je mehr Bienen eine Trachtquelle ausbeuten, um so größer wird auch die Samenaussaat und damit das Nektar- und Pollenangebot in den Folgejahren sein.

Ich bin mir bewußt, daß diese Betrachtungen zum Teil teleologischen Charakter tragen. Da ich aus vielerlei Gründen vor der Schilderung der Experimente, die endgültig klarlegen sollen, ob der Duft des Duftorgans stockspezifisch ist oder nicht, die komplexe Natur des ganzen mit dem Duftorgan zusammenhängenden Sachverhaltes aufzeigen und von allen Seiten beleuchten wollte, war dies nicht zu umgehen.

Zwei-Völker-Versuche

1. Methode

Ich begann meine Arbeiten mit Wiederholungen der Versuche von v. FRISCH und RÖSCH[1] (1926; s. auch S. 415). Da deren Versuchsanordnung auch von anderen Forschern, die sich mit dem Problem der Stockspezifität des Duftorganduftes befaßten (± abgewandelt), verwendet wurde, ist es notwendig, ausführlicher darauf einzugehen.

Die beiden Autoren errichteten in etwa 7 m Abstand von zwei benachbarten Bienenvölkern A und B (der Rasse *Apis mellifica carnica*, Krainerbiene) 2 Futterplätze a und b, die 2 m voneinander entfernt waren. Bei a verkehrten 16 Bienen aus Stock A, bei b 16 aus Stock B. Um ein Verfliegen dieser Sammlerinnen auszuschalten, war dem Futterschälchen auf a gelbes, dem auf b blaues Papier unterlegt. Ansonsten unterschieden sich die Trachtorte nicht. Jede der Bienen war individuell gekennzeichnet (Methode s. v. FRISCH 1923/24). Außerdem war die Gruppenzugehörigkeit durch unterschiedliche Farbmarkierung des Abdomens deutlich gemacht. Sie konnten also in bezug auf richtigen Anflug dauernd überwacht werden. Schon nach kurzer Zeit hatten die Sammlerinnen aus A gelernt nur auf

[1] Im folgenden Zwei-Völker-Versuche genannt.

dem gelben und die aus B, nur auf dem blauen Futterplatz anzufliegen. Nach Abschluß der Vorbereitungen, während denen schwach molares Zuckerwasser geboten worden war, wurde dessen Konzentration erhöht. Nun tanzten die Bienen lebhaft auf den Waben und stülpten bei ihrer Wiederkehr das Duftorgan aus. Die an den Futterplätzen zufliegenden Neulinge wurden gezeichnet, so daß ihre Stockzugehörigkeit festgestellt werden konnte. „Ein Mann bei a hatte jede neue (ungezeichnete) Biene mit einer Nummer auf dem Thorax und mit einem grünen Farbfleck auf dem Abdomen zu versehen und den Abflug der gesättigten Biene vom Futterschälchen auszurufen. Ein Mann bei b verfuhr hier ebenso, nur daß bei den Neulingen dieser Futterstelle das Abdomen blau gezeichnet wurde. Bei den Bienenstöcken A und B hatte je ein Beobachter den Verkehr zu überwachen und jede am Abdomen blau oder grün gezeichnete Biene auszurufen und ihre Nummer anzugeben. War so die Volkszugehörigkeit festgestellt, so wurde das betreffende Tier bei der nächsten Wiederkehr zum Schälchen getötet" (v. Frisch und Rösch 1926; s. auch Abb. 4).

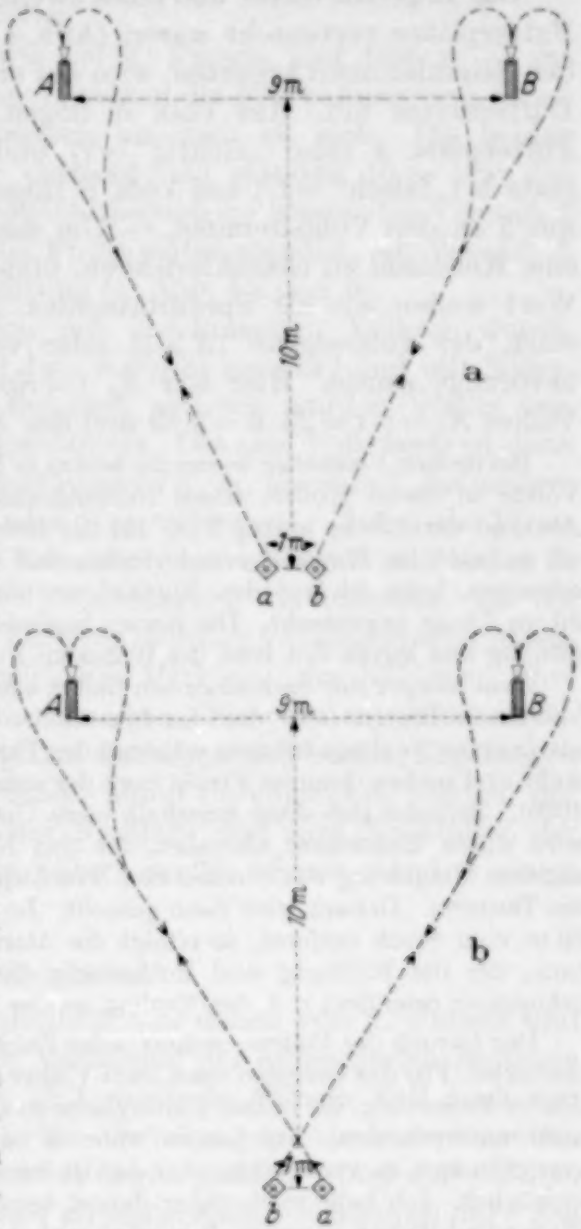

Abb. 4a u. b. Versuchsanordnung bei den Zwei-Völker-Versuchen. *A* und *B* Bienenvölker A und B. a (b) Futterplatz von Sammlerinnen des Volkes A (B)

Was war zu erwarten? Die Sammlerinnen alarmierten in beiden Stöcken durch Rundtänze Neulinge. Diese schwärmten aus, um die nahe Trachtquelle zu suchen. Da an beiden Tischchen auf duftfreier Unterlage gefüttert wurde, hatten sie — so schlossen die Versuchsansteller — „keinen anderen geruchlichen Führer als den Duft des Duftorgans, durch den die bei a und b verkehrenden, gezeichneten Bienen die Luft schwängerten". Die Verteilung der alarmierten Bienen mußte Auskunft über die Wirkung des Drüsensekretes geben. Ist dessen Geruch unspezifisch, so war zu erwarten, daß bei a und b gleichviel Neulinge aus Stock A einerseits und aus Stock B andererseits anfliegen. Variiert er aber von Volk zu Volk, so müßten zu a in erster

Linie Neulinge aus Stock A und entsprechend zu b Neulingen aus Stock B kommen.

Das Ergebnis dieses und eines zweiten Versuches, bei dem die beiden Futterplätze vertauscht waren (Abb. 4b), so daß sich die Flugbahnen der Sammlerinnen kreuzten, wies auf eine stockspezifische Wirkung des Duftsekretes hin. Aus Volk A flogen 23 Neulinge zum volkseigenen Futterplatz a (also „richtig" = r) und 6 zum volksfremden Futterplatz b („falsch" = f); aus Volk B flogen 58 zu den Volksgenossen und nur 3 zu den Volksfremden. — Um das Verhalten der Neulinge durch eine Kennzahl zu charakterisieren, bilden wir den Quotient r/f. Seinen Wert wollen wir als Spezifitätsindex S bezeichnen. Er gibt an, wie stark der volkseigene ($S > 1$) oder volksfremde ($S < 1$) Futterplatz bevorzugt wurde. Hier war S_A (= Spezifitätsindex der Neulinge des Volkes A) = r:f = 23:6 = 3,83 und der S_B = 19,33.

Bei meinen Versuchen waren die beiden in Beobachtungskästen untergebrachten Völker in einem großen, freien Ruinengrundstück aufgestellt. Der gegenseitige Abstand der Stöcke betrug 9 m. Da die Bienen, die in den Stock zurückkehren, oft so rasch im Flugloch verschwinden, daß es unmöglich ist, die Markierung zu erkennen, habe ich vor den Fluglöchern trichterförmige Glasgalerien von etwa 30 cm Länge angebracht. Die Bienen landeten dann in der Regel an der Galerieöffnung und legten den Rest des Weges zu Fuß zurück.

Dem Körper der Sammlerinnen haftet schon nach kurzer Zeit der Geruch der besuchten Blüten oder der des künstlichen Futterplatzes an. Die von ihnen alarmierten Neulinge nehmen während der Tanzverfolgung im Stock diesen Geruch wahr und suchen dann im Freien nach der entsprechenden Trachtquelle (v. FRISCH 1920). Befindet sich diese innerhalb eines Umkreises von 50 m um den Stock, so wird durch Rundtänze alarmiert, die den Neulingen „sagen", daß sich in der näheren Umgebung des Stockes eine Trachtquelle befindet, die ebenso riecht wie die Tänzerin. Danach wird dann gesucht. Ist der Trachtort jedoch mehr als etwa 50 m vom Stock entfernt, so erfolgt die Alarmierung durch den sog. Schwänzeltanz, der die Richtung und Entfernung des Sammelplatzes angibt. Dort angekommen orientiert sich der Neuling wieder olfaktorisch (v. FRISCH 1946).

Der Geruch der Pollen-, Nektar- oder Zuckerwasserquelle hat also Mitteilungscharakter. Für das Gelingen eines Zwei-Völker-Versuches ist es darum von entscheidender Bedeutung, die beiden Futterplätze so zu beschaffen, daß sie sich geruchlich *nicht* unterscheiden. Am besten wäre es natürlich, völlig geruchsfreie Futtervorrichtungen zu verwenden, aber das ist bei einer Versuchsanordnung dieser Art unmöglich. Ich habe mich daher darauf beschränkt, dafür Sorge zu tragen, daß Platz a und Platz b so wenig als möglich rochen, sich aber auf jeden Fall olfaktorisch nicht unterschieden: Die beiden 50 cm hohen Tische waren aus demselben Material angefertigt. Die Tischplatten (30 × 30 cm²) wurden vor jedem Versuch mit reinem Filtrierpapier oder mit neuer, steriler Watte bedeckt. Die farbigen Unterlagen der Zuckerwasserschälchen (Uhrgläser von 7 cm Durchmesser) bedeckten Glasplatten. Sämtliche Glasgefäße wurden regelmäßig mit Bichromatschwefelsäure gereinigt und anschließend in kaltem Wasser 24 Std lang gespült. Sie wurden bei jedem Versuch nur von einer Person aufgestellt und berührt. Vor den Versuchen waren sämtliche Gegenstände so lange als möglich der Sonnenbestrahlung ausgesetzt, die bekanntermaßen geruchszerstörend wirkt. Die Helfer, die an den beiden Futterplätzen die Neulinge zu zeichnen hatten, waren mit frischgewaschenen

Labormänteln bekleidet und mußten sich vor jedem Versuch mit einer desodorisierenden Seife waschen. Zum Bereiten der Zuckerwasserlösung wurde chemisch reine Saccharose verwendet. — Eine geruchliche Differenz der beiden Dressurorte war also so weit als möglich ausgeschaltet.

Jeder Versuch bestand — wie bei v. Frisch und Rösch — aus 2 Teilversuchen. Beim ersten konvergierten die Flugbahnen vom Stock zu den Dressurtischen, beim zweiten kreuzten sie sich. Die beiden Tische waren 1 m voneinander entfernt; sie standen 10 m vor den Stöcken. Die Fluglöcher der Beobachtungsstöcke wiesen bei Versuch 1 und 2 in die Richtung, in der die Futterplätze standen; ab Versuch 3 aber in die entgegengesetzte Richtung (s. Abb. 4a und b).

Zwei Versuchsserien habe ich mit gleichrassigen Völkern durchgeführt und zwar mit Krainer- *(Apis mellifica carnica)* und mit Nigrabienen *(Apis mellifica nigra)*. Bei zwei weiteren wurden Völker verschiedener Rassen miteinander kombiniert. Das eine Volk bestand dann aus hellen, gelbgestreiften Italienerbienen *(A. m. ligustica)*, das andere aus deutlich dunkleren Nigra- oder Krainerbienen[1]. Auf diese Weise erhöhte sich die Exaktheit der Versuche ganz erheblich und nahm in dem Maße zu, in dem sich ihre Durchführung vereinfachte. Da die kombinierten Rassen durch ihre Färbung deutlich voneinander zu unterscheiden sind, erübrigt sich nämlich das Markieren der Neulinge. Ihre Stockzugehörigkeit war auch so erkennbar. Sie wurden, sofort nachdem sie sich an einem der Futterplätze niedergelassen hatten, abgefangen und getötet. Dies konnte von einem Mann durchgeführt werden, der sich zudem nur zum Abfangen der Neulinge und zum Nachfüllen der Zuckerlösung den beiden Tischen nähern mußte. Sonst stand er einige Meter windabwärts davon.

2. Ergebnisse

Meine Ergebnisse weichen erheblich von denen von v. Frisch und Rösch ab. Eine stockspezifische Verteilung der anfliegenden Neulinge mit einem Spezifitätsindex von 19,3 wurde in keinem Fall auch nur angenähert erreicht (s. Tabelle 1). Die Verteilungsquotienten schwanken zwischen 0,59 (d. h. fast zwei Drittel flogen „falsch") und 4,5[2]. Dabei stellt der letztgenannte Wert einen alleinstehenden Sonderfall dar. Die Masse der Indizes liegt zwischen 0,50 und 2,50. In 5 Fällen haben die Neulinge des einen der beiden kombinierten Völker den Futterplatz der stockfremden Schar sogar vermehrt angeflogen. Der mittlere Spezifitätsindex dieser 5 Versuche $\overline{S}_{S|\langle 1} = 0{,}76$; d. h., daß im Durchschnitt 56,8% zum „falschen" und 43,2% zum „richtigen" Futterplatz

[1] Die Völker waren mit Ausnahme der Krainerbienen der ersten Versuchsserie reinrassig.

[2] Für Versuch 9b einen S von $\frac{1}{0} = \infty$ anzugeben, ist sinnlos.

Tabelle 1. *Ergebnisse der Zwei-Völker-Versuche 1951/52* (s. Text S. 431ff.)

Versuchs-Nr.	Volk (A, B) und Rasse: (K) Krainer (N) Nigra (I) Italiener	Anzahl der Neulinge, die zum volkseigenen (*r*) Futterplatz flogen n_r	Anzahl der Neulinge, die zum volksfremden (*f*) Futterplatz flogen n_f	Spezifitätsindizes $S_i = \frac{n_r}{n_f}$ der einzelnen Versuche	Anzahl der Neulinge insgesamt $n_i = n_r + n_f$	$n_i \cdot S_i$ bzw. $\Sigma n_i S_i$	Mittlere Spezifitätsindizes $\bar{S} = \frac{\Sigma S_i n_i}{\Sigma n_i}$
1	A (K)	34	12	2,83	46	130,18	
1	B (K)	20	12	1,67	32	53,44	
2	A (K)	26	21	1,24	47	58,28	
2	B (K)	20	22	0,91	42	38,22	
3	A (K)	24	19	1,26	43	54,18	
3	B (K)	9	12	0,75	21	15,75	
4	A (K)	27	14	1,93	41	79,13	
4	B (K)	29	12	2,42	41	99,22	
5	A (K)	26	21	1,24	47	58,28	
5	B (K)	35	20	1,75	55	96,25	
1—5	A (K)	137	87		224	380,05	1,70
1—5	B (K)	113	78		191	302,88	1,59
1—5	A + B (K, K)	250	165		415	682,93	1,65
8	A (N)	36	8	4,50	44	198,00	
8	B (N)	32	33	0,97	65	63,05	
9	A (N)	3	5	0,60	8	4,80	
9	B (N)	1	0		1		
10	A (N)	52	26	2,00	78	156,00	
10	B (N)	17	14	1,12	31	37,51	
11	A (N)	45	13	3,46	58	200,68	
11	B (N)	14	13	1,08	27	29,16	
8—11	A (N)	136	52		188	559,48	2,98
8—11	B (N)	64	60		124	129,72	1,05
8—11	A + B (N, N)	200	112		312	689,20	2,21
1—5 und 8—11	A + B (NN; KK)	450	277		727	1372,13	1,89
6	A (K)	9	5	1,80	14	25,20	
6	B (I)	20	13	1,54	33	50,82	
7	A (K)	17	12	1,42	29	41,18	
7	B (I)	38	17	2,24	55	123,20	
6—7	A (K)	26	17		43	66,38	1,54
6—7	B (I)	58	30		88	174,02	1,98
6—7	A + B (K, I)	84	47		131	240,40	1,84
16	A (N)	41	70	0,59	111	65,49	
16	B (I)	118	50	2,36	168	396,48	
16	A + B (N, I)	159	120		279	461,97	1,66
6, 7 und 16	A + B (K, I; N, I)	243	167		410	702,37	1,71
1—11 und 16	A + B	693	444		1137	2074,50	1,82

flogen. Eine ähnliche, aber reziproke Verteilung finden wir, wenn wir die ersten 8 über einer 1:1-Verteilung liegenden Teilergebnisse zusammenfassen: $\overline{S}_{1.7>8|>1} = 1{,}33$. Nun flogen durchschnittlich 56,8% zu den Volksgenossen und 43,2% zu den Volksfremden. In den restlichen 11 Fällen flogen im Mittel jedoch 71,5% „richtig" und nur 28,5% „falsch". $\overline{S}_{8|>1.7} = 2{,}51$.

Der mittlere Spezifitätsindex sämtlicher Versuche mit gleichrassigen Völkern betrug 1,89 (Krainer-Krainer: 1,65; Nigra-Nigra: 2,21), derjenige der Versuche, bei denen Völker verschiedener Rassen miteinander kombiniert wurden, lag überraschenderweise nicht darüber, sondern darunter. Er betrug 1,71 (Krainer-Italiener: 1,84; Nigra-Italiener: 1,66). Das Verhalten rasseverschiedener Bienen unterschied sich also praktisch nicht von dem rassegleicher, obwohl man doch erwarten könnte, daß dann, wenn eine Spezifität des Sterzelduftes vorhanden wäre, diese zwischen verschiedenrassigen Völkern stärker ausgeprägt sein sollte, als zwischen gleichrassigen Bienen.

Die Addition aller Einzeldaten zeigt, daß insgesamt 693 Neulinge den volkseigenen Futterplatz und 444 den volksfremden anflogen. Der mittlere Spezifitätsindex aller Versuche beträgt 1,82; d. h. 64,5% aller Neulinge landeten bei den Sammlerinnen des eigenen Volkes, während 34,5% den volksfremden Futterplatz bevorzugten. Eine stockspezifische Wirkung des Duftorganduftes ist — wenn überhaupt vorhanden — nach diesen Ergebnissen nur relativ schwach ausgeprägt. In einigen Fällen wurde der Futterplatz des anderen Volkes sogar eindeutig vermehrt angeflogen.

Da die Möglichkeit bestand, daß die verschiedenfarbigen Unterlagen der Zuckerwasserschälchen eine differente anlockende Wirkung auf die Neulinge ausübten, habe ich bei sonst unveränderten Bedingungen in fünf weiteren Versuchen die Verteilung der Neulinge an 2 Futtertischchen ermittelt, an denen nun 2 Gruppen von Sammlerinnen verkehrten, die aus *ein und demselben* Stock stammten[1].

Das Ergebnis: Der blaue Futterplatz wurde insgesamt von 307 Bienen, der gelbe von 285 angeflogen. Der mittlere Verteilungsquotient $\overline{S} \pm \sigma_M = 1{,}0983 \pm 0{,}0086$; er läßt keine Bevorzugung eines der beiden Wahlorte erkennen. Die oben ausgesprochene Deutung der Zwei-Völker-Versuche, wonach dem Duft des Duftorgans höchstens eine geringe spezifische Wirkung zukommt, bleibt also bestehen.

Leider geben uns die Zwei-Völker-Versuche, gleich wie exakt wir sie auch ausführen, keine Möglichkeit, eindeutige Aussagen darüber zu machen, ob der Sterzelduft stockspezifisch ist oder nicht[2]. Dieser

[1] Jeder ankommende Neuling wurde sofort nachdem er sich gesetzt hatte abgefangen und getötet und der Ort seines Anfluges protokolliert.

[2] Darum wurde auch auf eine eingehende statistische Auswertung der Resultate verzichtet.

Geruchstoff ist nämlich keineswegs das einzige von den Sammlerinnen herrührende olfaktorische Kennzeichen eines Futterplatzes. — Wie wir durch die Arbeit von HILDTRAUT STEINHOFF (1948) wissen, haften Geruchstoffe am Bienenkörper außerordentlich gut. Die Sammlerinnen werden neben dem Sterzelduft also auch Körperhaftgerüche am Futterplatz verbreiten. Auch diese können die Neulingsverteilung beeinflussen oder gar beherrschen.

Da die beiden Scharen in allen Experimenten über mehrere bis viele Tage nur an den geruchsfreien Versuchsfutterplätzen verkehrten, war der Körpergeruch hier sicher mit dem jeweiligen Stock- oder Nestgeruch identisch. Wäre für die Qualität des letzteren tatsächlich das Sekret der Nassonoffschen Drüse verantwortlich, so würde — weil Körpergeruch und Sterzelduft dann am Futterplatz gleichsinnig wirkten — die Neulingsverteilung allerdings eindeutige Auskunft darüber geben, ob sich die Lockstoffe zweier Völker geruchlich unterscheiden oder nicht. Da wir aber die Bedeutung des Duftorganduftes für den Nestgeruch nicht kennen (ja sie sogar durch eben diese Untersuchungen erst kennenlernen wollen), ist es unmöglich mit Hilfe der Zwei-Völker-Methode eine bündige Antwort zu erlangen. Es ist jedenfalls denkbar, daß das Sterzelsekret unspezifisch alle Bienen anlockt, und daß für die Neulingsverteilung allein volkstypische Nestgerüche exogener Herkunft, die die Bienen in ihrem Pelz mitschleppen, verantwortlich sind.

Eine Trennung der Wirkung beider Geruchskomponenten ist allein durch Versuche dieser Art also nicht möglich. Und zwar auch dann nicht, wenn wir, um einen möglichst einheitlichen Nestgeruch zu erzeugen, beide Stöcke innen mit dem gleichen ätherischen Öl beduften. Dieser Geruch könnte nämlich einen eventuell tatsächlich vorhandenen, qualitativen Unterschied der beiden Lockstoffe am Futterplatz überlagern. — Um diese Schwierigkeiten zu beseitigen, habe ich eine Methode entwickelt, die es gestattet, den Duft des Duftorgans frei von anderen Geruchskomponenten zu isolieren (s. S. 435).

Die Zwei-Völker-Versuche wurden, obwohl sie uns keine eindeutige Auskunft geben, aus zweierlei Gründen ausführlicher behandelt: erstens um aufzuzeigen, was diese Methode zu leisten und was sie nicht zu leisten vermag (dies vor allem im Hinblick auf die Kritik der Versuche von KALTOFEN und von KALMUS und RIBBANDS S. 450), und zweitens, weil ihre Kenntnis zum Verständnis noch zu schildernder Experimente, bei denen ich alte und neue Methode miteinander kombinierte, unumgänglich nötig ist.

Versuche mit isoliertem Sterzelduft

1. Methode

Den Zwei-Völker-Versuchen haftet der Nachteil an, daß es dabei nicht möglich ist, die Wirkung des Sterzelduftes getrennt von der Wirkung

des den Bienen anhaftenden Körpergeruches zu untersuchen. Eindeutige Ergebnisse wären dagegen bei entsprechender Versuchsanstellung zu erwarten, wenn man den Duft der Duftdrüse frei von anderen geruchlichen Komponenten gewinnen könnte. Nach anfänglichen Mißerfolgen gelang es mir, eine dafür brauchbare Methode zu entwickeln: Drückt man das Abdomen einer zwischen Daumen und Zeigefinger gefaßten Biene mäßig stark zusammen, so wird dadurch das Duftorgan ausgestülpt[1]. Nun läßt sich der Lockstoff sehr leicht mit einem Filtrierpapierschnitzel abwischen (Abb. 5). Die von einer Biene gewinnbaren Mengen Sterzelduft sind allerdings so gering, daß am Filtrierpapier nur in den allerseltensten Fällen eine Benetzung zu erkennen ist. Trotzdem aber ist der Duft fast immer gut riechbar. Nur wenn man das Duftorgan einer Sammlerin abwischt, die viele Male zwischen einer ergiebigen Trachtquelle und dem Stock hin- und herflog, ist — wenigstens für die menschliche Nase — der Duft kaum oder gar nicht mehr wahrnehmbar.

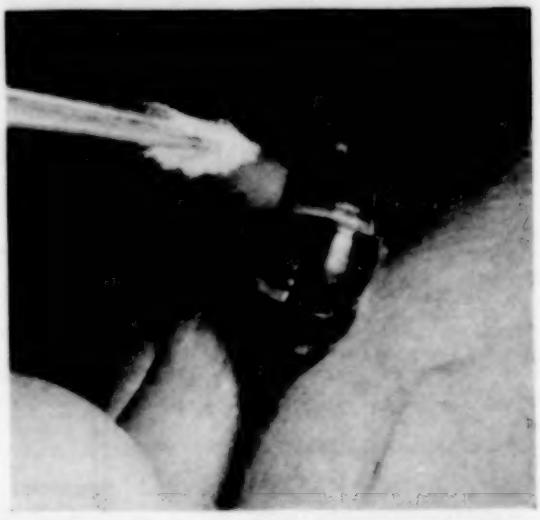

Abb. 5. Abnahme des Duftstoffes. Weitere Erklärung s. Text. Aufn. Verf.

Der so gewonnene Duft ist von dem sterzelnder Bienen nicht zu unterscheiden. Sowohl an Filterschnitzeln haftend als auch in Paraffinöl gelöst bleibt er (nach meinem Riechvermögen) mindestens über 14 Tage unverändert, wenn man die Substanzen in dicht schließenden Glasgefäßen (Wägeschälchen mit Schliffdeckel) aufbewahrt. Durch Destillation im Hochvakuum kann er von den Schnitzeln getrennt werden. — Ich habe bei allen Experimenten jedoch nur frischen Duft verwendet. Er wurde während oder kurz vor den Versuchen ausnahmslos von Neulingen abgenommen, die *erstmals* am Dressurfutterplatz oder an einem anderen, gleicherweise fremdduftfreien, künstlichen Futterplatz erschienen. Danach wurden die Tiere getötet.

Bei der Duftabnahme wurde mit äußerster Vorsicht und immer in gleicher Weise vorgegangen. Ein Helfer fing die am Futterplatz Zuckerwasser saugende Biene ab, indem er sie mit einer Pinzette zwischen Thorax und Abdomen faßte, und reichte sie mir so, daß ich sie mit Daumen und Zeigefinger greifen konnte, ohne gestochen zu werden. Durch leichten Druck auf das Abdomen wurde nun das Duftorgan zum Ausstülpen gebracht und dabei gleichzeitig das am Stachelende austretende Gift mit einem Filterschnitzel aufgefangen. Dieses Papierstückchen kam in ein Glas mit 70%igem Alkohol, das die Hilfsperson inzwischen

[1] Bei Tieren mit wenigstens teilweise gefüllter Honigblase geht es bedeutend leichter als bei Tieren mit leerer Honigblase.

geöffnet bereithielt. Dann erst wurde mit einer anderen Pinzette der Rand eines schräg angerissenen Filtrierpapierblattes erfaßt und davon unter drehender Bewegung des Instrumentes ein Stück abgerissen und um die Pinzettenspitze gerollt. Damit habe ich das Duftorgan abgewischt, gleichzeitig peinlichst darauf achtend, weder mit der Oberfläche der angrenzenden Tergite noch mit dem Stachelapparat in Kontakt zu kommen. War die Duftabnahme einwandfrei geglückt, so kam das Schnitzel in ein Wägeschälchen und die Biene in das Alkoholgefäß.

Auch die von erstmals anfliegenden Neulingen gewonnenen Duftschnitzel riechen nicht selten verschieden stark nach Drüsensekret. Um diese Quantitätsschwankungen auf ein Minimum zu beschränken, habe ich bei den meisten Versuchen nicht diese Duftschnitzel selbst, sondern indirekt beduftete, kreisrunde

Abb. 6

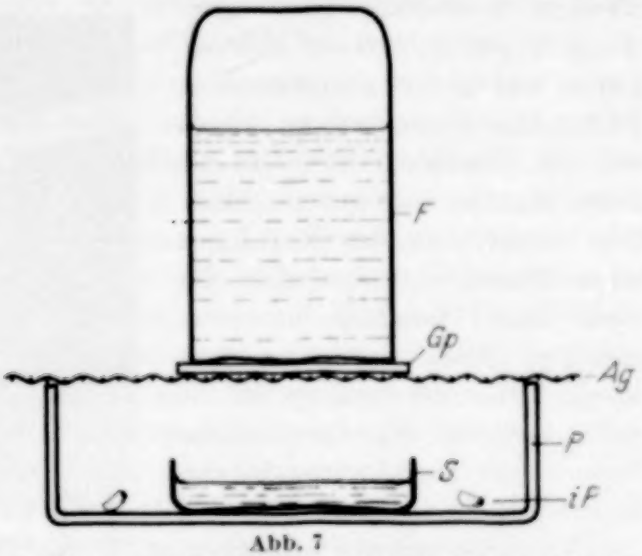

Abb. 7

Abb. 6. Wägeschälchen mit direkt bedufteten Filterschnitzeln (*dS*) und indirekt bedufteten Filterplättchen (*iP*). $M = 1:1{,}3$

Abb. 7. Dressurvorrichtung. *Ag* Aluminiumgitter; *F* Zuckerwassergefäß; *Gp* Glasplatte; iP (indirekt beduftete) Duftplättchen; *P* Petrischale; *S* kleine Schale. $M = 1:1{,}5$

Filtrierpapierplättchen von einheitlicher Größe (Durchmesser etwa 5 mm) verwendet. Sie wurden mit einem Aktenlocher hergestellt und dann mit einer Pinzette geknickt, so daß sie lose und nicht geldrollenartig übereinander lagerten, und kamen schließlich, zusammen mit den unmittelbar bedufteten Schnitzeln, in ein Wägeschälchen, dessen Innenraum durch eine Glaswand in der Mitte unvollständig unterteilt war (Abb. 6). Auf der einen Seite der Mittelwand wurden die direkt bedufteten Schnitzel und auf der anderen die Plättchen abgelagert. War es notwendig für einen Versuch Duft von zwei verschiedenen Völkern zu gewinnen, so wurden beide Glasgefäße mit der gleichen Anzahl von Schnitzeln bzw. Filtrierpapierplättchen beschickt.

Mit Hilfe dieser Duftplättchen habe ich sowohl Spontanwahl- als auch Dressurversuche durchgeführt. Die dazu benützten Futter- bzw. Dressurvorrichtungen mußten so gestaltet sein, daß die Bienen in der Lage waren, einen eventuell vorhandenen Duft schon beim Anflug, aber möglichst erst einige Zentimeter über dem Gefäß, wahrzunehmen. Diese Forderung erfüllte am besten die in Abb. 7 dargestellte Anordnung, die im folgenden häufig auch als Versuchs- oder Dressurelement bezeichnet wird: Eine basale Petrischale (P) von 8 cm Durchmesser und 2 cm Höhe wird mit einem Aluminiumgitter (Ag) bedeckt. In dessen Mitte steht

das eigentliche Futtergefäß (F) mit der Öffnung nach unten auf einer runden Glasplatte (Gp), deren Durchmesser den des Gefäßes nur um 2—3 mm überschreitet. In den für die Bienen unzugänglichen Raum unter dem Gitter kommen die bedufteten Filtrierpapierplättchen zu liegen.

Zur Vermeidung fehlerhafter Ergebnisse durch Fremdduft oder durch Duftreste, die vom vorhergehenden Versuch stammten, war es notwendig, bestimmte Vorsichtsmaßregeln einzuhalten: Mit Ausnahme der Futtergläser F und der Glasplättchen Gp wurden sämtliche zum Versuch verwendeten Gegenstände nach der Reinigung nur mit Pinzetten berührt. Die Futtergläser allerdings konnten so nicht aufgesetzt werden. Ich habe sie jedoch ausnahmslos nur mit behandschuhten Händen angefaßt. Die verwendeten Zwirnhandschuhe wurden täglich gewaschen und dann 30 min lang in destilliertem Wasser gekocht. Ebenfalls nach jeder Verwendung in destilliertem Wasser ausgekocht (2mal 20 min) wurden die Aluminiumgitter und alle Pinzetten. Sämtliche Glasgegenstände kamen 20 min in Bichromatschwefelsäure, danach 2—3 Std in fließendes Wasser und schließlich ebenfalls 20 min in siedendes Aqua dest. Wenn es das Wetter erlaubte, habe ich zusätzlich alle Gegenstände (auch die Holzfaser-Tischplatten, die im übrigen regelmäßig mit Alkohol abgewischt wurden), vor den Versuchen einer mehrstündigen Sonnenbestrahlung ausgesetzt.

2. Vorversuche

Obwohl ich bei der Duftschnitzelgewinnung vor der Abnahme des Sterzelduftes das Stachelgift abtupfte und außerdem sorgfältig darauf achtete, mit dem Filterschnitzel dem Stechapparat nicht zu nahe zu kommen, war die Möglichkeit, daß das Filtrierpapier auch etwas von dem Geruch des relativ stark riechenden Bienengiftes angenommen hatte, nicht von vorneherein auszuschließen. Da die Brauchbarkeit der Schnitzelmethode aber entscheidend vom Gelingen einer fremdduftfreien Isolierung des Sterzelduftes abhängt, war es notwendig, vor Beginn der Untersuchungen die Reinheit der Duftplättchen zu prüfen.

Ich wählte dazu das Dressurexperiment. In 2 Versuchen wurden jeweils 30 Bienen 3 Std lang auf den Sterzelduft dressiert. Bei den anschließenden Wahlversuchen war eine der vier aufgestellten futterfreien Dressurvorrichtungen mit indirekt bedufteten Sterzelplättchen und eine weitere mit ebenfalls indirekt bedufteten Stachelgiftplättchen versehen. Die beiden restlichen Schalen waren duftfrei. Fünf Minuten lang wurde nun jedes Niederlassen einer Biene auf den Schälchen oder Gittern gezählt[1]. Waren die Tiere nicht nur auf den Geruch der Nassonoffschen Drüse, sondern auch auf den Giftgeruch dressiert worden, so war zu erwarten, daß die nach Gift riechende Schale deutlich häufiger als die duftfreien angeflogen werden würde. Das war eindeutig *nicht* der Fall. Auf dem mit Sterzelduft versehenen Schälchen erfolgten insgesamt 415 Landungen, auf der Giftschale 10 und an den beiden duftfreien Dressurelementen 8 und 5. Eine Verunreinigung der Duftplättchen mit Stachelgift findet also sicher nicht statt.

[1] Weitere Angaben über die Dressurmethode s. S. 441ff.

Außerdem war zu überprüfen, ob die Filtrierpapierplättchen nicht einen die Ergebnisse unter Umständen verfälschenden Eigengeruch hatten. Bei 3 Dressuren (Versuche 1952/14, 15 und 16; Tabelle 4) waren darum von 5 Schälchen 3 mit unbedufteten („Blind"-)Schnitzeln versehen. An ihnen landeten insgesamt 6, an den beiden bedufteten Schalen aber 327 Bienen. Die Methode der Duftgewinnung und Duftdarbietung war also auch in dieser Beziehung hinreichend exakt.

Ein weiterer Versuch zeigte die Empfindlichkeit der Bienen für den Sterzelduft: Sie finden nach einer 2stündigen Dressur aus einer Kombination von 3 Schälchen mit Sicherheit das beduftete auch dann heraus, wenn dieses nur *ein* indirekt beduftetes Schnitzel enthält (Versuch am 1. 8. 52)[1].

3. Spontanwahlversuche

a) Methode. Eine eindeutige Antwort auf die Frage, ob der Sterzelduft stockspezifisch wirkt oder nicht, erhält man nur dann, wenn am Versuchsort alle Geruchskomponenten und visuellen Merkmale, die die Wirkung des Duftorganduftes beeinflussen, stören oder überdecken könnten, ausgeschaltet sind, so daß die anfliegenden Neulinge tatsächlich nur zwischen stockeigenem und stockfremdem Lockduft (und geruchsfreien Futtervorrichtungen) wählen können. Das heißt aber, daß man nicht nur mit isoliertem Sterzelduft arbeiten muß, sondern auch, daß der Versuchsort, an dem die Neulinge nach Futter suchen sollen, vom Trachtort der sammelnden (und die Neulinge alarmierenden) Schar zu trennen ist: Der Versuchsort muß frei von Sammelbienen sein!

Dies gelingt auf eine Weise besonders gut: Sammlerinnen, die eine reiche Tracht entdeckt haben, die mehr als 50 m vom Stock entfernt ist, alarmieren ihre Stockgenossinnen durch den sog. Schwänzeltanz, der die Richtung und Entfernung des Fundortes anzeigt. Eine Angabe darüber, wie hoch sich der Trachtort über dem Erdboden oder dem Niveau des Stockes befindet, fehlt jedoch (v. FRISCH 1946, 1948; v. FRISCH, H. HERAN und M. LINDAUER 1953). Dieses Fehlen einer Höhenweisung machte ich mir zunutze. Wir errichteten in 20 m Höhe am Funkturm der Bayerischen Landpolizei in München einen Futterplatz, an dem etwa 25 gezeichnete Sammlerinnen des Versuchsvolkes (es stand 50 m östlich des Turmes hinter einem einstöckigen Gebäude) verkehrten. Die von diesen alarmierten Neulinge flogen nun nicht den Trachtort in der Höhe an, sondern suchten am Fuß des Funkturmes nach der Nahrungsquelle. Dort waren auf einem langen, schmalen Tisch die Futtervorrichtungen aufgestellt und zwar bis einschließlich Versuch 1953/XV fünf, von diesem Zeitpunkt ab jedoch nur mehr drei[2]. Eine der Schalen

[1] Die Riechschärfe der Bienen für den Duftorganduft habe ich jedoch nicht weiter untersucht; sie wurde im Anschluß an diese Ergebnisse von FISCHER (1957) bestimmt.

[2] Der zur ersten Versuchsreihe verwendete Tisch war 2,40 m lang und 40 cm breit. Er war mit einer Hartfaserplatte bedeckt, die stündlich ausgewechselt wurde. Die unbenutzte wurde mit Alkohol gereinigt und in die Sonne gestellt. Der Tisch der zweiten Versuchsreihe war kleiner, 1,20 m lang und nur 20 cm breit. Er war mit Glasplatten bedeckt, die regelmäßig ausgewechselt und mit unvergälltem 96%igem Äthylalkohol gewaschen wurden.

enthielt unter dem Gitter die mit dem Sterzelsekret des Versuchsvolkes (indirekt) bedufteten Filterplättchen (= stockeigener Duftorganduft). Die anderen waren alle, oder bis auf eine, die dann Duftplättchen von einem anderen Volk enthielt (= stockfremder Duftorganduft), duftfrei. Sämtliche Futtergefäße (F) waren mit 2-molarem Zuckerwasser gefüllt. Alle 15 min wurden frische Duftplättchen zugegeben und der Tisch, der mit seiner Längsachse quer zur Windrichtung stand, um 180° gedreht. (Ausnahmen Versuch I und IIa. Siehe unten und Tabelle 2.) Anfliegende Neulinge ließ man unbehelligt, bis sie sich zum Saugen gesetzt hatten, dann wurden sie mit einer Pinzette vorsichtig abgefangen und getötet. Der Versuchsansteller stand windabwärts, einige Meter von der Versuchsanordnung entfernt und näherte sich ihr nur zum Abfangen der Bienen. Um zu verhindern, daß die Aluminiumgitter oder die Futtergefäße den Körpergeruch der sich dort niederlassenden Bienen annehmen, wurden sie alle 30 min gewechselt.

b) Ergebnisse. Bei den beiden ersten Versuchen dieser Art, im Herbst 1952, war nur eines der Versuchselemente mit Duft, und zwar mit stockeigenem Sterzelduft beschickt; die übrigen Schalen blieben unbeduftet. Die Anzahlen der Neulingsanflüge an den einzelnen Versuchselementen A bis E sind in Tabelle 2 aufgeführt.

Tabelle 2. *Spontanwahlversuche „Funkturm" Oktober 1952. Nur ein Schälchen beduftet*

Unterstrichen, die Anzahl der am bedufteten Schälchen angeflogenen Bienen. I Italienerbienen; Ied Italienereigenduft (= Duftorganduft, der von Neulingen des Versuchsvolkes abgenommen worden war) (s. auch Text S. 434ff).

Versuchs-Nr.	Datum	Rasse des Versuchsvolkes	Der Sterzelduft stammt von	Anzahl der Landungen an den Versuchselementen					Windrichtung
				A	B	C	D	E	
I	6. 10.	I	Ied	1	30	9	2	1	→
IIa	9. 10.	I	Ied	5	12	0	1	0	←
IIb	9. 10.	I	Ied	1	3	29	3	0	↑↓

Das Ergebnis dieser Experimente zeigt erstmals klar, daß der Duftorganduft auch ohne Verbindung mit anderen von Bienen ausgehenden olfaktorischen oder visuellen Reizen und ohne Dressur außerordentlich anlockend wirkt. Das wird vor allem dann augenfällig, wenn man berücksichtigt, daß es sich bei den Neulingen fast durchwegs um junge Bienen handelte, die vorher noch niemals an einer derartigen, sicher in kein Blütenschema passenden Trachtquelle gesammelt hatten. Bei Versuch I und IIa stand der Tisch senkrecht zur Verbindungslinie Stock—Funkturm und nicht senkrecht zur Windrichtung. Die vermehrten Anflüge auf C (Versuch I) bzw. A (Versuch IIa) haben zweifellos darin ihre Ursache. Siehe auch Windrichtungspfeile in Tabelle 2.

Nun interessierte natürlich die Frage, ob die Neulinge am Wahlort den Duftorganduft des eigenen Volkes von dem eines anderen Volkes unterscheiden können. In einer ersten Versuchsserie wurde wieder mit einem reinrassigen Italienervolk gearbeitet. Die Fremdduftplättchen

Tabelle 3. *Spontanwahlversuche „Funkturm" September 1953. Zwei der Schälchen (B und D) enthielten Duftplättchen und zwar das eine Italiener-Eigenduft (Ied) und das andere Nigra-Fremdduft (Nfd)*

Da der Tisch alle 15 min um 180° gedreht wurde, befanden sich die Italienerplättchen abwechselnd auf Platz B und D und die Nigraplättchen dann entsprechend abwechselnd auf D und B. In der Tabelle wurde jedoch darauf keine Rücksicht genommen und der Italienerduft dem Ort B und der Nigraduft dem Ort D zugeordnet. I Italienerbienen; N Nigrabienen; S_i Spezifitätsindizes der Einzelversuche; n_i Gesamtzahl der bei einem Einzelversuch an den beiden bedufteten Schälchen landenden Bienen; $\overline{S}$ mittlerer Spezifitätsindex. Der Spezifitätsindex S (bzw. S_i) ist der Quotient aus der Anzahl der Bienen, die zum volkseigenen Duft flogen und der Anzahl der Bienen, die zum volksfremden Duft flogen (s. nebenstehenden Text und S. 430).

Datum	Versuchs-Nr.	Rasse des Versuchsvolkes und somit Herkunft des volkseigenen Duftorganduftes	Der Fremdduftorganduft stammte von	Anzahl n der Landungen an den Versuchselementen und Orte der Duftplättchen					S_i	n_i	$n_i S_i$	$\overline{S} \pm \sigma_M$ (s. Fußnote)
				A	B_{Ied} (D)	C	D_{Nfd} (B)	E				
7. 9.	I	I	N	7	133	13	140	26	0,95	273	259,35	
8. 9.	II	I	N	6	95	12	126	7	0,75	221	165,75	
9. 9.	III	I	N	4	29	9	25	6	1,16	54	62,64	
14. 9.	IV	I	N	5	90	2	61	7	1,48	151	223,48	
15. 9.	IX	I	N	0	13	2	31	0	0,42	44	18,48	
17. 9.	XIII	I	N	3	14	4	6	3	2,33	20	46,60	
17. 9.	XXIV	I	N	0	29	0	28	0	1,04	57	59,28	
		Summen		25	403	42	417	49		820	835,58	1,0190 ±0,0122

stammten von Nigrabienen. Die Resultate der 7 im September 1953 durchgeführten Versuche sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Sie zeigen, daß die beiden Sterzeldüfte von den Neulingen *nicht* unterschieden werden. Bald wurde der eine, bald der andere Duft vermehrt angeflogen. Als Gesamtergebnis resultiert jedoch eine 1:1-Verteilung: $\overline{S} = 1{,}0190 \pm 0{,}0122$[1]. Sowohl dieses als auch die Einzelergebnisse sind statistisch gesichert; $P > 0{,}05$.

Da die kontrollierten Bedingungen bei allen Einzelexperimenten zumindest weitgehend identisch waren, kann man natürlich auch die Anzahlen der Landungen an den beiden Duftschalen voneinander getrennt addieren und das Gesamtergebnis aus den beiden Summen errechnen. Am Italiener-Eigenduft landeten insgesamt 403 und am

[1] $\overline{S} = \frac{\sum n_i S_i}{n} \pm \sigma_M$; $n = \sum n_i$; $\sigma_M = \sqrt{\frac{\sum n_i (S_i - \overline{S})^2}{n(n-1)}}$.

Fremdduft 417 Bienen. Der sich daraus errechnende Gesamtspezifitätsindex weicht mit 0,97 ebenfalls nicht von einer 1:1-Verteilung ab.

Wenn schon nicht der Sterzelduft *anders*rassiger Bienen vom eigenen unterschieden wird, so ist nicht zu erwarten, daß die Neulinge Sterzeldüfte *gleich*rassiger Völker auseinanderhalten werden. Die trotzdem durchgeführten Versuche mit Krainerbienen bestätigten die Erwartungen: Insgesamt flogen 90 Neulinge zum volkseigenen und 96 zum volksfremden Duft. $\overline{S}$ ist mit $0{,}9925 \pm 0{,}0242$ wiederum praktisch gleich 1. Auch dieses Ergebnis ist statistisch gesichert; $P > 0{,}05$.

Von den am Trachtort anfliegenden Neulingen werden Sterzeldüfte verschiedener Herkunft also *nicht* auseinandergehalten. Diese Tatsache kann zweierlei Ursachen haben. Einmal ist es möglich, daß sich die Duftorgandüfte verschiedenen Ursprungs qualitativ wirklich nicht voneinander unterscheiden, zum anderen könnte aber auch eine in der Tat vorhandene geruchliche Differenz der Lockdüfte — etwa weil sie am Futterplatz biologisch bedeutungslos wäre — nicht beachtet werden. Welche der beiden Alternativen zutrifft, kann allein auf Grund dieser Ergebnisse noch nicht entschieden werden, doch ist, vor allem wenn man berücksichtigt, welch große Rolle Gerüche für die Bienen beim Auffinden der Trachtquelle sonst spielen (v. Frisch 1920), die letztgenannte sehr unwahrscheinlich. Trifft sie trotzdem zu, so ist zu erwarten, daß die beiden differenten Geruchstoffe wenigstens nach einer Dressur auseinandergehalten werden.

4. Dressurversuche

Man darf annehmen, daß dann, wenn der Lockduft der Bienen stockspezifisch ist, dies auch in irgendeinem Bereich — etwa bei der olfaktorischen Markierung der Behausung — von biologischer Bedeutung ist. Das heißt aber, daß die Bienen dann auf jeden Fall dazu befähigt sein müssen, Duftorgandüfte die von verschiedenen Völkern stammen, zu unterscheiden. Wenn auch Neulinge am Futterplatz von dieser Fähigkeit vielleicht keinen Gebrauch machen, so ist doch zu erwarten, daß Sammelbienen nach mehrstündiger Dressur den volkseigenen Sterzelgeruch auch am Futterplatz von einem volksfremden unterscheiden können.

a) Methode. Zu sämtlichen Dressurversuchen wurde der große Tisch mit 5 Versuchselementen A, B, C, D und E verwendet (s. Fußnote S. 438). Er war an einer windgeschützten, überdachten, aber nach einer Seite offenen Stelle des sog. Bienenhofes des Münchener Zoologischen Instituts aufgestellt. Das Versuchsvolk befand sich außerhalb des Hofes, in den die Sammlerinnen von oben einfliegen mußten, in etwa 50 m Entfernung. Schon während der Dressur waren 5 Futtervorrichtungen aufgestellt. Im Zentrum der Petrischale unter dem Gitter, also für die Bienen unzugänglich, befand sich ein weiteres, kleines Glasschälchen

(S in Abb. 7). Es war, um eine Dressur auf eventuell von der Zuckerlösung ausgehende Reize (Geruch, Feuchte) zu vermeiden, bei sämtlichen 5 Vorrichtungen mit Zuckerwasser gefüllt. Für die Bienen zugängliches Zuckerwasser wurde jedoch nur an *einem* der 5 Futtergläser geboten. In die Petrischale dieses Versuchselementes kamen die Duftplättchen zu liegen. Alle 10 min wurde ein frisches zugegeben (s. auch Abb. 8).

Abb. 8. Versuchselement mit Bienen. Die Biene rechts hat ihr Duftorgan ausgestülpt. In der Petrischale sind die Duftplättchen und die kleine Schale zu erkennen. Aufn. Verf.

Die zur Dressur verwendeten individuell markierten Sammelbienen lernten sehr rasch nur das beduftete Gefäß anzufliegen. Die Konzentration des Zuckerwassers war, wenn ich Neulinge zur Duftschnitzelgewinnung benötigte, so eingestellt, daß der gewünschte Neulingszuflug zustande kam, sonst aber soweit erniedrigt, daß zwar die Sammlerinnen noch verkehrten, Alarmierungstänze aber unterblieben. Die Dressurdauer betrug 3—6 (in Einzelfällen 8) Stunden.

Zur Vermeidung einer Ortsdressur wurde der Platz des von den Bienen beflogenen Gefäßes alle 5 min in unregelmäßiger Reihenfolge mit einem anderen vertauscht. Alle 30 min habe ich es außerdem gegen ein frisches ausgewechselt, da verhindert werden mußte, daß es im Laufe der Zeit den Körpergeruch der Bienen annahm.

Rechtzeitig vor dem Wahlversuch wurde auf einer zweiten versuchstischgroßen Hartfaserplatte, die nur zu den Wahlversuchen verwendet wurde, eine weitere Versuchsanordnung aufgebaut. Wie bei der ersten waren alle kleinen Schälchen (S) mit Zuckerwasser gefüllt, die Futtergläser (F) nun jedoch sämtliche *leer*. Zwei der Petrischalen enthielten beduftete Plättchen, die übrigen nur bei einigen Kontrollversuchen Blindschnitzel.

In den letzten 15 min vor dem Wahlversuch wurde die Stellung des Duft-Futter-Schälchens alle 3 min geändert; es kam jedoch nicht mehr auf B und D zu stehen. Unmittelbar vor der Wahl stand es stets auf Platz C. Beim Wahlversuch selbst waren die 2 Versuchselemente, die die Duftplättchen enthielten, symmetrisch angeordnet und standen auf Platz B bzw. D.

Nach Abschluß der Vorbereitungen haben 2 Mann die Dressurvorrichtung in einem Zuge durch Abheben der Hartfaserplatte entfernt und durch die, die Wahlanordnung tragende Platte ersetzt. Fünf Helfer, die etwa 1,5 m vom Tisch entfernt im Hintergrund des überdachten Raumes standen, so daß sie den Anflug der Bienen nicht störten, zählten nun in fünf aufeinanderfolgenden Minuten jedes — auch wiederholtes — Niederlassen der Bienen an der zugeordneten Dressurvorrichtung.

Tabelle 4. *Dressurversuche 1952. Verteilung der Anflüge, wenn nach einer Dressur auf stockeigenen Duftorganduft dieser in gleicher Konzentration in 2 der 5 Schalen geboten wird*

K Krainerbienen; I Italienerbienen; Ked Krainer-Eigenduft; Ied Italiener-Eigenduft.

Datum und Nummer des Versuches	Rasse des Versuchsvolkes, Art und Herkunft des Dressurduft-organduftes und Anzahl der dressierten Bienen	Herkunft des Duftorganduftes, der beim Wahlversuch außer dem Dressurduft geboten wurde	Dressurdauer Std	Anzahl der Landungen an den Versuchselementen und Orte der Duftplättchen				
				A	B	C	D	E
15. 7. (6)	K, Ked, 27	Ked	3	2	Ked 34 Ied	1	Ked 39 Ied	0
31. 7. (14)	I, Ied, 25	Ied	3	0	125	3	46	0
31. 7. (15)	I, Ied, 25	Ied	5	0	37	3	84	0
31. 7. (16)	I, Ied, 25	Ied	6,5	0	18	0	17	0
1. 8. (18)	I, Ied, 28	Ied	5	0	13	0	53	0
1. 8. (19)	I, Ied, 28	Ied	6,5	0	39	0	68	0
4. 8. (24)	I, Ied, 20	Ied	3,5	1	30	0	10	0
4. 8. (25)	I, Ied, 20	Ied	6	1	12	0	32	0
			Summen	4	308	7	349	0

Der Erfolg einer so durchgeführten Duftdressur ist daran zu erkennen, daß die Bienen sich zu Beginn des Wahlversuches zwar kurze Zeit für alle Dressurelemente interessieren und unmittelbar darüber — sie offensichtlich beriechend — hin- und herfliegen, dann aber bald ihre Aufmerksamkeit mehr und mehr dem Gefäß zuwenden, das den Duft enthält. Schließlich lassen sie sich dort nieder, um hartnäckig nach dem Futter zu suchen. Sie laufen dabei aufgeregt auf dem Gitter und dem Gefäß (F) umher und stecken immer wieder ihre Rüssel in

den Spalt zwischen Futterglas und Glasplättchen oder durch die Maschen des Gitters. Da kein Zuckerwasser geboten wird, fliegen sie nach erfolglosem Suchen bald wieder auf, um kurz darauf erneut zu landen usw. Die Anzahl der Landungen an der den Dressurduft enthaltenden Schale, verglichen mit der Landehäufigkeit an anders- oder unbedufteten Versuchselementen, gibt ein Maß wie gut eine Duftdressur gelungen war bzw. wie gut differente Geruchstoffe auseinandergehalten werden können.

b) Ergebnisse. Zur Beurteilung der entscheidenden Experimente, bei denen die Bienen zwischen dem Dressur-Sterzelduft und dem, der von einem anderen Volk gewonnen worden war, zu wählen haben, ist es notwendig, die Verteilung ihrer Anflüge zu kennen, wenn nach einer Dressur auf *einen* Duftorganduft *nur dieser allein* in gleicher Konzentration in 2 der 5 Schalen gleichzeitig geboten wird. Sieben diesbezügliche Experimente zeigen, daß sich die Anflugzahlen der beiden Orte nur selten wie 1:1 verhalten (Tabelle 4). Meist weicht der Verteilungsindex in den einzelnen Versuchen nach der einen oder anderen Seite mehr oder weniger erheblich von diesem Wert ab. Der Quotient der Gesamtverteilung aller 8 Versuche liegt mit 1:1,13 jedoch recht nahe an dem zu erwartenden Wert[1].

Tabelle 5. *Dressurversuche 1952. Verteilung der Anflüge, wenn 2 Versuchselemente mit verschiedenen Quantitäten des Dressurduftes beschickt sind*

Die Zahlen vor den Duftbezeichnungen im rechten Teil der Tabelle geben die Anzahlen der Duftplättchen an.

Datum und Nummer des Versuches	Rasse des Versuchsvolkes, Art und Herkunft des Dressurduftorganduftes und Anzahl der dressierten Bienen	Herkunft des Duftorganduftes, der beim Wahlversuch außer dem Dressurduft geboten wurde	Dressurdauer Std	Anzahl n der Landungen an den Versuchselementen, Orte und Anzahlen der Duftplättchen				
				A	B	C	D	E
2. 8. (21)	I, Ied, 22	Ied	3	5	8 Ied / 47	2	4 Ied / 12	0
2. 8. (22)	I, Ied, 22	Ied	4	0	4 Ied / 12	0	8 Ied / 47	0
6. 8. (23)	I, Ied, 22	Ied	4	0	6 Ied / 10	0	12 Ied / 196	0

Eine 1:1-Verteilung ist bei Einzeltests biologischer Untersuchungen dieser Art auch gar nicht zu erwarten und zwar auch dann nicht, wenn die beiden Duftmengen gleich groß sind (was hier sicher weitgehend

[1] Der Ort des Schälchens (auf B, bzw. D) ist bedeutungslos, wie die Versuche 14, 15 und 16 einerseits und 24 und 25 andererseits, die jeweils an einem Tag mit derselben Bienenschar unternommen wurden, zeigen (Tabelle 4). In den Versuchen 14 mit 16 waren die Schälchen A, C und E mit „Blind"-Schnitzeln beschickt.

zutraf), oder wenn Quantitätsunterschiede keine Rolle spielen. Letzteres ist, nach allem, was wir bisher über Lockstoffe wissen, allerdings extrem unwahrscheinlich (s. z. B. Barth 1937/38, Butenandt 1940, v. Frisch 1920, Götz 1951, Otto 1951 und Schwink 1955). Vielmehr war eine Wirkung quantitativer Unterschiede zu erwarten, und zwar derart, daß — wenigstens innerhalb bestimmter Grenzen — höhere Konzentrationen auch von höherer Attraktivität sind. Das traf auch zu: Verhalten sich die Anzahlen der in zwei verschiedene Versuchselemente gegebenen Duftplättchen wie 2:1, so wird das Schälchen mit der höheren Duftkonzentration bevorzugt angeflogen. Die Größe der Bevorzugung war überraschend hoch. Sie liegt erheblich über dem Index 2, im Durchschnitt von 3 Versuchen etwa bei 8,5 (Tabelle 5). An einer quantitativen Wirkung des Sterzelduftes ist danach nicht mehr zu zweifeln.

Diese Tatsache ist bei allen Experimenten über die Bedeutung der Duftdrüse zu beachten; insbesondere ist durch geeignete Versuchsanordnung die Möglichkeit, daß quantitative Wirkungen für solche qualitativer Art gehalten werden, auszuschließen. Auf welche Art und Weise dies bei vorliegender Arbeit gemacht wurde, wird an den entsprechenden Stellen geschildert (s. S. 448 und 458 und Fußnoten S. 460).

Zunächst die Ergebnisse der ersten Versuche, bei denen Bienen nach Dressur auf stockeigenen Sterzelduft zwischen diesem und dem eines andersrassigen Volkes zu wählen hatten (s. auch S. 439, 4. Absatz). Beide Völker waren weitgehend, aber nicht ganz reinrassig. Als Versuchsvolk kamen wieder Italienerbienen zur Verwendung. Nach mehrstündiger Dressur auf stockeigenen Sterzelduft wurde beim Wahlversuch neben dem Dressurduft der Sterzelduft von Nigrabienen und drei geruchsfreie Schälchen geboten. Bei den im Sommer 1952 durchgeführten Experimenten (Tabelle 6a) wurde zwar einmal der Gegenduft bevorzugt, im ganzen jedoch der Dressurduft 2,67mal mehr angeflogen.

Dieses Resultat kann auf qualitativen, ebensogut aber auch auf quantitativen Unterschieden der Geruchstoffe beruhen, und zwar auch dann, wenn man peinlichst bemüht war, die Duftstoffgewinnung so einheitlich wie möglich zu gestalten, da ja unterschiedliche Lockstoffkonzentrationen ihre Ursache auch in einer unterschiedlichen Lockstoffproduktion der beiden Völker haben können.

Die Ergebnisse der Versuche, die ich im Frühjahr 1953 mit den gleichen Stöcken durchführte, machten es wahrscheinlich, daß der Verteilungsquotient dieser Experimente tatsächlich auf Grund von Quantitätsunterschieden zustande gekommen war. Nun erhielt der Eigenduft nämlich nur mehr bei zwei, der Gegenduft aber bei 3 Versuchen die meisten Landungen. Insgesamt resultierte eine 1:1-Verteilung (Tabelle 6b).

Tabelle 6a. *Dressurversuche 1952. Verteilung der Anflüge, wenn nach einer Dressur auf stockeigenen (Italiener-)Duftorganduft beim Wahlversuch neben dem Dressurduft der Sterzelduft von Nigrabienen geboten wurde*

Natürlich stand bei diesen und den folgenden Versuchen der Italienerduft einmal auf B und einmal auf D. In der Tabelle wurde darauf keine Rücksicht genommen und der Italienerduft dem Ort B und der Nigraduft dem Ort D zugeordnet. Dressurduft unterstrichen.

Datum und Nummer des Versuches	Rasse des Versuchsvolkes, Art und Herkunft des Dressurduftorganduftes und Anzahl der dressierten Bienen	Herkunft des Duftorganduftes, der beim Wahlversuch außer dem Dressurduft geboten wurde	Dressurdauer Std	Anzahl n der Landungen an den Versuchselementen und Orte der Duftplättchen					$\bar{S} = \frac{\sum n_{Ied}}{\sum n_{Nfd}}$
				A	B (D) Ied	C	D (B) Nfd	E	
26. 7. (12)	I, Ied, 26	Nfd	6,5	0	189	2	46	0	
2. 8. (23)	I, Ied, 22	Nfd	4,5	0	11	0	44	7	
8. 8. (31)	I, Ied, 20	Nfd	6	0	85	0	5	0	
13. 8. (33)	I, Ied, 30	Nfd	5	6	46	6	25	0	
15. 8. (34)	I, Ied, 30	Nfd	5	0	41	1	24	0	
3. 9. (35)	I, Ied, 23	Nfd	6	1	80	4	25	3	
			Summen	7	452	13	169	10	2,67

Tabelle 6b. *Dressurversuche 1953. Wiederum Dressur auf volkseigenen (Italiener-) Duftorganduft*

Beim Wahlversuch wurde (wie bei den Versuchen der Tabelle 6a) der Dressurduft und Sterzelduft von Nigrabienen geboten.

Datum und Nummer des Versuches	Rasse des Versuchsvolkes, Art und Herkunft des Dressurduftorganduftes und Anzahl der dressierten Bienen	Herkunft des Duftorganduftes, der beim Wahlversuch außer dem Dressurduft geboten wurde	Dressurdauer Std	Anzahl n der Landungen an den Versuchselementen und Orte der Duftplättchen					$\bar{S} = \frac{\sum n_{Ied}}{\sum n_{Nfd}}$
				A	B (D) Ied	C	D (B) Nfd	E	
19. 5. (1)	I, Ied, 13	Nfd	5	1	38	3	82	0	
19. 5. (2)	I, Ied, 13	Nfd	7	0	63	0	21	0	
20. 5. (3)	I, Ied, 24	Nfd	5	4	49	8	88	1	
21. 5. (4)	I, Ied, 19	Nfd	3,5	0	163	3	20	3	
9. 6. (5)	I, Ied, 18	Nfd	4	5	21	9	122	1	
			Summen	10	334	23	333	5	1,00

Ab Juli 1953 setzte ich die Untersuchungen mit zwei reinrassigen Völkern (Italiener und Nigra) fort. In 4 Versuchen waren wieder die Italiener auf stockeigenen Duftorganduft dressiert. Jetzt wurde beim Wahlversuch der *Nigraduft* vermehrt angeflogen und zwar bei allen Versuchen[1]. Der Quotient Italiener-Eigenduft : Nigra-Fremdduft =

[1] Bei einem dieser Versuche (Nr. 6) vertauschte man nach 5 min die Plätze der beiden Duftschalen und zählte daraufhin zwei weitere Minuten lang die Landungen. Der Nigraduft war auch am neuen Platz attraktiver. Die Verteilung der Anflüge beruht also sicher nicht auf einer Platzwirkung.

157 : 436 = 0,36. Der Fremdduft erhielt also $\frac{1}{0{,}36}$ = 2,78mal mehr Anflüge als der Eigenduft, auf den dressiert worden war (Tabelle 7a).

Tabelle 7a. *Dressurversuche 1953. Wie bei den Versuchen der Tabelle 6 Dressur auf Italiener-Eigenduft*

Bei Versuch 6 wurden nach 5 min die Plätze der beiden bedufteten Schalen vertauscht und dann nochmal 2 min lang gezählt.

Datum und Nummer des Versuches	Rasse des Versuchsvolkes, Art und Herkunft des Dressurduftorganduftes und Anzahl der dressierten Bienen	Herkunft des Duftorganduftes, der beim Wahlversuch außer dem Dressurduft geboten wurde	Dressurdauer Std	Anzahl n der Landungen an den Versuchselementen und Orte der Duftplättchen					$\bar{S} = \frac{\sum n_{Ied}}{\sum n_{Nfd}}$
				A	B (D) Ied	C	D (B) Nfd	E	
29. 6. (6a)	I, Ied, 25	Nfd	6	2	17	1	103	0	
29. 6. (6b)	I, Ied, 25	Nfd	6	1	3	0	32	0	
30. 6. (7)	I, Ied, 25	Nfd	6	0	30	0	48	0	
3. 7. (10)	I, Ied, 25	Nfd	5	3	73	8	188	11	
17. 7. (21)	I, Ied, 25	Nfd	8	0	34	1	65	0	
			Summen	6	157	11	436	11	0,36

Tabelle 7b. *Dressurversuch 1953. Italienerbienen wurden auf Nigraduft dressiert*

Datum und Nummer des Versuches	Rasse des Versuchsvolkes, Art und Herkunft des Dressurduftorganduftes und Anzahl der dressierten Bienen	Herkunft des Duftorganduftes, der beim Wahlversuch außer dem Dressurduft geboten wurde	Dressurdauer Std	Anzahl n der Landungen an den Versuchselementen und Orte der Duftplättchen					$\bar{S} = \frac{\sum n_{Ied}}{\sum n_{Nfd}}$
				A	B (D) Ied	C	D (B) Nfd	E	
18. 7. (23)	I, Nfd, 25	Ied	8	1	89	2	113	0	
20. 7. (25)	I, Nfd, 28	Ied	5	1	25	3	120	3	
21. 7. (28)	I, Nfd, 29	Ied	6	5	42	0	18	2	
21. 7. (29)	I, Nfd, 29	Ied	7	3	31	3	197	9	
23. 7. (31)	I, Nfd, 23	Ied	4	2	120	5	188	2	
24. 7. (34)	I, Nfd, 25	Ied	4,5	2	28	1	98	5	
29. 7. (39)	I, Nfd, 30	Ied	4	0	53	1	145	2	
8. 8. (46)	I, Nfd, 26	Ied	5	1	64	1	158	1	
10. 8. (49)	I, Nfd, 28	Ied	4	0	29	1	93	2	
			Summen	15	481	17	1130	26	0,43

Dieses Ergebnis spricht — schon für sich allein — gegen eine Stock- oder Rassenspezifität des Sterzelduftes. Es ist nämlich sehr unwahrscheinlich, daß Bienen, die zwischen 3 und 6 Std lang auf stockeigenen Duftorganduft dressiert worden waren, bei der Wahl den Sterzelduft eines andersrassigen Volkes in diesem Ausmaß vermehrt anfliegen würden, wenn ein qualitativer Unterschied der Stoffe von Bedeutung oder vorhanden wäre.

Daß diese Ergebnisse auf keinen Fall durch eine Verunreinigung der Italienerduftplättchen zustande kamen (was ich als Versuchsansteller

sowieso für ausgeschlossen halte), beweisen folgende Experimente: Nach den Wahlen 7, 10 und 21 (Tabelle 7a) wurde wie vorher (aber mit neuen Gefäßen) 1 Std lang weiterdressiert und dann wieder ein Wahlversuch durchgeführt. Nun aber war die Anzahl der Eigen-Italienerduftplättchen doppelt so hoch wie die der Nigraplättchen. Wie Tabelle 8 zeigt, haben die Tiere nun in allen Fällen den stockeigenen Italienerduft vermehrt angeflogen (Versuche 8, 11 und 22).

Tabelle 8. *Dressurversuche 1953. Bei den Wahlversuchen wurden verschiedene Anzahlen von Duftplättchen unterschiedlicher Herkunft geboten*

Datum und Nummer des Versuches	Rasse des Versuchsvolkes, Art und Herkunft des Dressurduftorganduftes und Anzahl der dressierten Bienen	Herkunft des Duftorganduftes, der beim Wahlversuch außer dem Dressurduft geboten wurde	Dressurdauer Std	Anzahl n der Landungen an den Versuchselementen und Orte der Duftplättchen[1]				
				A	B (D)	C	D (B)	E
30. 6. (8)	I, Ied, 25	Nfd	7	0	10 Ied / 45	11	5 Nfd / 41	1
3. 7. (11)	I, Ied, 25	Nfd	6	0	10 Ied / 145	0	5 Nfd / 12	0
17. 7. (22)	I, Ied, 25	Nfd	9	0	12 Ied / 52	5	6 Nfd / 15	3
30. 6. (9)	I, Ied, 25	Nfd	8	12	5 Ied / 72	9	10 Nfd / 164	17
3. 7. (12)	I, Ied, 25	Nfd	7	5	5 Ied / 9	2	12 Nfd / 54	2

[1] Es bedeuten z. B. 10 Ied: 10 Italiener-Eigenduftplättchen und 5 Nfd: 5 Nigra-Fremdduftplättchen.

Im Anschluß daran erfolgte — wie vorher jeweils mit derselben Schar — in 2 Fällen erneut eine 1stündige Dressur auf Italienerduft. Beim Wahlversuch waren aber jetzt die Nigraschnitzel verdoppelt, mit dem Erfolg, daß nun wieder dort die meisten Landungen erfolgten (Tabelle 8, Versuche 9 und 12).

Es gibt noch eine Möglichkeit das Ergebnis der Versuche 6, 7, 10 nnd 21 zu überprüfen. Wenn es tatsächlich durch eine durchschnittlich höhere Lockstoffproduktion der Nigrabienen verursacht war, mußte nach einer Dressur der Italienerbienen auf Nigraduft im Wahlversuch nun dieser (Dressur-)Duft bevorzugt werden. Das war in 8 von 9 entsprechenden Versuchen der Fall (Tabelle 7b). Die Bevorzugung des Nigraduftes war mit einem Index von 0,43 fast genausogroß wie vorher bei der reziproken Dressur (Tabelle 7a). Wir werden diese erstaunliche Übereinstimmung der Bevorzugungszahlen später mehrmals wiederfinden.

Die Resultate weiterer Dressurversuche, die im Sommer 1954 durchgeführt wurden, sind in Tabelle 9a und b zusammengestellt. Wieder wurden Italiener- und Nigrabienen kombiniert (zwei neue reinrassige Völker), nun aber nicht die Italiener, sondern die Nigrabienen zur Dressur verwendet. Wieder weichen bei beiden Versuchsreihen (Dressur auf stockeigenen bzw. stockfremden Duftorganduft) die Gesamtverteilungsquotienten nur wenig voneinander ab. Sie liegen diesesmal beide nahe bei einer 1:1-Verteilung.

Tabelle 9a. *Dressurversuche 1954. Nigrabienen wurden auf Nigraduft dressiert*

Datum und Nummer des Versuches	Rasse des Versuchsvolkes, Art und Herkunft des Dressurduftorganduftes und Anzahl der dressierten Bienen	Herkunft des Duftorganduftes, der beim Wahlversuch außer dem Dressurduft geboten wurde	Dressurdauer Std	Anzahl n der Landungen an den Versuchselementen und Orte der Duftplättchen					$\bar{S} = \frac{\sum n_{Ned}}{\sum n_{Ifd}}$
				A	B (D) Ned	C	D (B) Ifd	E	
4. 8. (12)	N, Ned, 22	Ifd	4	3	25	1	94	0	
4. 8. (13)	N, Ned, 22	Ifd	5	4	69	2	38	1	
5. 8. (16)	N, Ned, 25	Ifd	3,5	1	20	4	77	2	
6. 8. (20)	N, Ned, 25	Ifd	7	4	103	1	10	0	
12. 8. (21)	N, Ned, 30	Ifd	5	0	87	2	23	5	
12. 8. (23)	N, Ned, 30	Ifd	6	7	101	0	43	3	
13. 8. (27)	N, Ned, 30	Ifd	5,5	1	56	0	16	1	
14. 8. (29)	N, Ned, 26	Ifd	4	1	48	0	197	1	
			Summen	21	509	10	498	13	1,02

Tabelle 9b. *Dressurversuche 1954. Nigrabienen wurden auf Italienerduft dressiert*

Datum und Nummer des Versuches	Rasse des Versuchsvolkes, Art und Herkunft des Dressurduftorganduftes und Anzahl der dressierten Bienen	Herkunft des Duftorganduftes, der beim Wahlversuch außer dem Dressurduft geboten wurde	Dressurdauer Std	Anzahl n der Landungen an den Versuchselementen und Orte der Duftplättchen					$\bar{S} = \frac{\sum n_{Ned}}{\sum n_{Ifd}}$
				A	B (D) Ned	C	D (B) Ifd	E	
17. 8. (33)	N, Ifd, 28	Ned	4	1	126	1	139	2	
18. 8. (35)	N, Ifd, 25	Ned	4	0	59	0	4	0	
18. 8. (37)	N, Ifd, 25	Ned	6	1	19	1	17	1	
20. 8. (39)	N, Ifd, 29	Ned	4	2	241	0	77	0	
20. 8. (41)	N, Ifd, 29	Ned	6	3	24	0	28	0	
21. 8. (43)	N, Ifd, 30	Ned	3	2	14	12	166	7	
			Summen	9	483	14	431	10	1,12

Der Duft des Duftorgans der Honigbiene *(Apis mellifica)* ist also sicher weder stock- noch (wenigstens was die Rassen *A. m. ligustica*, *A. m. carnica* und *A. m. nigra* anlangt) rassespezifisch. In gleichen Quantitäten wirkt er gleichermaßen anlockend auf alle Honigbienen. Die Mengen des Duftorganduftes, die von Sammelbienen verschiedener

Stöcke abgenommen werden können, sind oft verschieden und die Mengenverhältnisse über Tage bis Wochen angenähert konstant.

Dort wo bei den Zwei-Völker-Versuchen ein stark stockspezifisches Verhalten auftrat (s. S. 430 und 432), muß es durch Quantitätsdifferenzen oder durch andere, wohl den Bienenkörpern anhaftende (exogene?) Geruchstoffe verursacht worden sein. Selbst bei kritischer Betrachtung obiger Experimente findet man keine Möglichkeit, die Ergebnisse anders zu deuten. Freilich, ganz ist das Zusammenspiel von Sterzelduft und Körperhaftgerüchen damit noch nicht aufgeklärt.

Die physiologische Wirkung von Duftorganduft einerseits und die von Körperhaftgerüchen andererseits

1. Diskussion der Arbeiten von KALTOFEN *(1951) und von* KALMUS *und* RIBBANDS *(1952)*

Bevor wir auf die Experimente eingehen, die die noch offenen Fragen beantworten sollen, müssen wir uns mit 2 Arbeiten beschäftigen, die sich ebenfalls mit dem Problem des Duftorganduftes der Honigbiene befassen, deren Ergebnisse aber den unseren widersprechen.

Im Jahre 1951 veröffentlichte R. S. KALTOFEN neue Untersuchungen über „Das Problem des Volksduftes bei der Honigbiene". Er kam auf Grund seiner Dressurversuche zu dem Ergebnis, daß „die Bienen zwar gut imstande sind, den Sterzelduft von Angehörigen verschiedener Völker zu unterscheiden, nicht dagegen den Körperduft".

Die Versuche wurden in einem Aquariumsaal (Glashaus?) durchgeführt. Der Beobachtungsstock hatte 2 Fluglöcher, eines führte in den Saal, das andere ins Freie. Die Versuchsschar (wieviel Bienen?) sammelte an einem Futterplatz im Saal und zwar im Inneren eines durch einen Zinkblechdeckel bis auf eine kleine runde Öffnung verschlossenen Akkumulatorenglases reines Zuckerwasser. Drei solche „Dressurkästchen" (sie entsprechen unseren Versuchselementen; s. S. 436), waren nebeneinandergestellt. Jedes enthielt eine Futterflasche, aber nur „das Fläschchen im duftführenden Kästchen war während der Dressurzeit mit Zuckerwasser gefüllt". Um einer Ortsdressur vorzubeugen „wechselten während der Dressur die 3 Kästchen alle 15 min ihren Platz. Sofort im Anschluß an die Dressuren erfolgten die kritischen Wahlversuche, bei denen nirgendsmehr Zuckerwasser geboten wurde. Es wurde jedesmal mindestens 3mal 2 min lang gezählt, wie viele Besucher sich in jedem der 3 Versuchskästchen einfanden".

Dressiert wurde a) auf den Körperduft (= Eigenduft + adsorbierte Düfte) von toten Bienen und b) auf den Sterzelduft. Zur erstgenannten Dressur wurden Bienen in dem Moment abgefangen, in dem sie ihren Stock am Flugloch verlassen wollten, durch Quetschen des Thorax getötet und innerhalb von Gazekäfigen in eine Ecke des Akkumulatorenglases gegeben, in dem sich die gefüllte Flasche befand. Um in diesem Falle eine gleichzeitige „Dressur auf den eigenen Sterzelduft", der ja schon nach kurzer Zeit das Akkuglas erfüllt", möglichst zu vermeiden, wurden die Kästchen nach 3, 5 und 7 Viertelstunden Dressurzeit durch reine ersetzt. Auch die toten Bienen wurden dann durch andere Exemplare (aus dem gleichen Volk) ersetzt. Nach 2 Std folgte dann der Wahlversuch, wiederum mit frischen Kästchen und Bienenleichen . . .".

Sollten die Bienen auf ihren eigenen (und somit auch auf den stockeigenen) Sterzelduft dressiert werden, so wurde das beflogene „Kästchen während der Dressur *nicht* erneuert. Da die Bienen während des Trinkens am Futterschälchen oft sterzeln, bekommt das Kästchen nach einiger Zeit einen auch für den Menschen wahrnehmbaren Sterzelgeruch." In den entsprechenden „Versuchen wurde daher einfach ein beflogenes Kästchen benützt, wenn zur Dressur" und beim Wahlversuch „Sterzelduft geboten werden sollte" und zwar das ununterbrochen während der Dressur von der Versuchsschar selbst benutzte, als Repräsentant des stockeigenen, und ein im Freien von Bienen eines anderen Volkes beflogenes, als Repräsentant eines stockfremden Sterzelduftes.

Entgegen der Meinung des Autors ist auch mit dieser Methode eine eindeutige Trennung der Wirkung der beiden Geruchskomponenten Körpergeruch und Sterzelduft *nicht* möglich. Und zwar aus folgendem Grund: Wenn wir annehmen, daß das Totquetschen der Bienen deren Geruch nicht verändert, und daß die am Flugloch abgefangenen Flugbienen tatsächlich alle einheitlich und stocktypisch rochen (was nicht selbstverständlich ist; s. dazu S. 452), so wird bei einer Dressur auf „stockeigenen Körpergeruch" versucht, die im Akkuglas sammelnden Tiere mit Hilfe von einigen toten Bienenleibern auf einen Geruch zu dressieren, der ihnen auch selbst anhaftet. Es wird in der Arbeit nicht angegeben, wie viele Individuen die sammelnden Scharen umfaßten, da der Autor aber von einer „Gruppe von Bienen" und später einmal von „100 markierten Bienen" spricht, darf wohl angenommen werden, daß es sich um wenigstens 20 Tiere handelte und, da der Versuchstisch nur 3 m vom Stock entfernt war, daß sich meist weit mehr als 3 Bienen beim Saugen im Kästchen befanden. Um diese auf stockeigenen Körpergeruch zu dressieren, hätte man also ohne weiteres auf die drei toten Bienen verzichten können, durch die höchstens unkontrollierbare Faktoren mit ins Spiel kamen.

Wenn wir annehmen, daß letzteres nicht zutraf, könnte mit dieser Methode (mit oder ohne tote Genossen) trotzdem das, was beabsichtigt war, nämlich eine Dressur auf stockeigenen Körpergeruch erreicht werden, jedoch nur, wenn das Dressurkästchen frei von anderen Gerüchen ist. Das war aber sicher nicht der Fall: Da die Bienen an einer reichen Trachtquelle ihr Duftorgan häufig auch noch beim Saugen ausgestülpt haben, war das Kästcheninnere auch noch mit dem Lockduft geschwängert.

Der Autor glaubt nun eine Dressur auf den eigenen Lockduft weitgehend vermeiden zu können, indem er das Kästchen nach 3, 5 und 7 Viertelstunden durch ein reines, und die Bienenleichen „durch andere Exemplare (aus dem gleichen Volk) ersetzt". Da die Sammlerinnen aber auch im neuen Kästchen wohl sofort wieder ihr Duftorgan ausstülpten, war, neben dem Körpergeruch, auch der Lockduft sofort wieder wahrnehmbar[1].

Was bei einer Fütterung dieser Art (in weitgehend geschlossenem Kästchen!) in allen besprochenen Fällen also tatsächlich erfolgt, ist eine Dressur auf einen Mischgeruch aus den Komponenten Körpergeruch und Lockduft. Was der Experimentator auch immer anstellt, solange er den dressierten Bienen bei der kritischen Wahl neben anderen Kästchen nicht auch das von ihnen beflogene bietet, *fehlt der eigentliche* Dressurduft; gewählt wird dann nur zwischen Gerüchen, die vielleicht dem Dressurduft mehr oder weniger stark ähneln, auf alle Fälle aber, da sie

[1] Tauscht man ein Kästchen, in dem Bienen 30 min sammelten, gegen ein neues aus, so zögern sie erst einige Minuten bevor sie sich zum Einkriechen entschließen (s. RENNER 1959, S. 457). Sie sind eine Zeitlang gestört und „desorientiert" und sterzeln darum nach schließlich erfolgtem Eintritt nicht zu selten. Das neue Kästchen wird also gleich wieder kräftig beduftet (s. auch S. 418ff.).

von Bienen kommen, irgendwie an Bienen erinnern. Wenn wir uns das vor Augen halten, wundert es uns nicht, daß aus verschiedenen Völkern stammende Bienenleichen angenähert gleich stark beflogen werden. Jedes der Kästchen riecht beim Wahlversuch nach Bienen, keines jedoch so wie der Dressurgeruch.

Ich kann nicht umhin, eine weitere methodische Ungenauigkeit zu kennzeichnen. Der Autor fängt die Bienen, auf deren Körperdüfte er seine Schar zu dressieren gedenkt, in dem Moment ab, „in dem sie ihren Kasten durch das Flugloch verlassen wollten". Es handelt sich dabei also offensichtlich um Sammelbienen, und zwar um Sammelbienen, die vielleicht an verschiedenen Trachtquellen verkehrten und die darum — sie schleppen in ihrem Pelzchen ja den Blütenduft als Verständigungsmittel mit nach Hause — auch verschieden rochen. Mit Objekten solcher Art kann man, selbst wenn obige Einwände nicht zuträfen, keine Geruchsdressuren und keinen Wahlversuch durchführen! Tut man es doch, so muß man zu dem Ergebnis von KALTOFEN kommen, wonach Bienen nicht imstande seien, Angehörige verschiedener Völker am Körpergeruch zu unterscheiden.

Bei seinen Versuchen zur Stockspezifität des Sterzelduftes bot Verfasser der dressierten Schar beim Wahlversuch 3 Kästchen an: ein duftfreies, eines, das von der Versuchsschar während der Dressur beflogen worden war und ein weiteres, in dem im Freien Bienen eines anderen Volkes gesammelt hatten. In der Tatsache, daß das Dressurkästchen die meisten Besuche erhält, sieht KALTOFEN einen Beweis für die Stockspezifität des Lockduftes. Ich kann mich, ganz abgesehen davon, daß meine Versuche ein entgegengesetztes Ergebnis zeitigten, seiner Deutung nicht anschließen. Auch dieses Experiment ist, schon deswegen, weil es von der falschen Vorraussetzung der Gleichheit der Körpergerüche von Bienen verschiedener Herkunft ausgeht, nicht beweiskräftig. Aber selbst wenn dieses zuträfe, könnte das Ergebnis immer noch durch die unterschiedliche Aufstellung der Akkugläser (das eine im Raum, das andere im Freien) oder durch quantitative Unterschiede in der Lockstoffbeduftung verursacht worden sein.

Die Berechtigung dieser Kritik wird legitimiert durch das Ergebnis des Versuches vom 20. 8. 49 (Tabelle 7, S. 471 der Arbeit von KALTOFEN). Danach würden sich nicht nur aus verschiedenen Völkern, sondern auch aus *ein und demselben* Volk stammende Sammlerinnengruppen durch den Sterzelduft unterscheiden. Dieses selbst dem Verfasser unverständliche Ergebnis zeigt klar, daß bei den Versuchen irgendwelche unerkannte qualitative oder quantitative Geruchsdifferenzen vorhanden waren.

Die zweite der beiden Arbeiten wurde 1952 von KALMUS und RIBBANDS veröffentlicht. Die beiden Forscher arbeiteten mit einer ins Unexakte abgewandelten Zwei-Völker-Methode nach v. FRISCH und RÖSCH (s. S. 428)[1].

Sie fanden bei ihren Untersuchungen (ähnlich wie v. FRISCH und RÖSCH) ein relativ hohes stockspezifisches Verhalten der Neulinge, das, wie ihnen ihr Versuch Nr. 12 bewies, nur durch Duftstoffe, die die

[1] Die an den beiden Futterplätzen anfliegenden Neulinge wurden zwar auch hier gezeichnet, ihre Stockzugehörigkeit jedoch nicht sofort, sondern erst am Abend des Versuchstages nach Öffnen der Beuten festgestellt. Sie konnten darum natürlich bei der Wiederkehr am Trachtort nicht getötet werden. Nach einmal erfolgtem „falschem" Anflug mußten sie, da sie sich ja nun als Sammlerinnen der angeflogenen Schar zugesellten, den theoretisch rein stockspezifischen Geruch des Trachtortes verunreinigen.

Bienen produzierten, verursacht sein konnte. Die Bienen verschiedener Stöcke sollen unterschiedlich riechende Duftstoffe absondern. Schuld daran sei die unterschiedliche Zusammensetzung und Herkunft der von den einzelnen Völkern eingetragenen Nahrung, die im Stock sehr rasch gleichmäßig in alle Münder und Mägen gelangt (s. Nixon und Ribbands 1952). Ihre aromatischen Abfallprodukte sollen von Duftdrüsen gesammelt und sezerniert werden[1]. Kalmus und Ribbands halten den Duft der Duftdrüse für den hier wichtigsten, aber nicht notwendigerweise einzigen olfaktorischen Faktor. Welche anderen Duftdrüsen außerdem noch im Spiel sein sollen, verschweigen sie allerdings.

In seinem Buch „The Behaviour and Social Life of Honeybees" (1953) geht Ribbands weiter. Er spricht nun nur mehr von der Duftdrüse: Von dieser sollen die aromatischen Abfallstoffe oder die Derivate der im Nektar oder Pollen enthaltenen aromatischen Stoffe gespeichert und sezerniert werden. Unterschiede in der Kombination der aufgenommenen Stoffe müssen darnach die Zusammensetzung des Duftes beeinflussen. Da selbst die in Bienenständen eng benachbart aufgestellten Völker, die ihnen in der Umgebung zur Verfügung stehenden Trachtquellen in unterschiedlichem Ausmaß ausbeuten (Todd und Bishop 1940, Eckert 1942, Ann Synge 1947)[2], ist die proportionale Zusammensetzung der eingetragenen Nahrung von Volk zu Volk verschieden und der Duft des Duftorgans somit stockspezifisch (Kalmus und Ribbands 1952 und Ribbands 1953, S. 177).

Diese Meinung stützt sich hauptsächlich auf die Ergebnisse der Versuche 9, 10 und 11 von Kalmus und Ribbands (1952, S. 55): Am 20. 9. 51 wurde ein Volk seiner Königin beraubt und Wabe für Wabe in drei gleich starke 5 Wabenvölker D, E und F geteilt. Diese wurden an einem neuen Platz im Abstand von etwa 9 m (10 yards) nebeneinander aufgestellt. Natürliche Tracht gab es um diese Jahreszeit kaum.

Am 21. 9. wurde über die Waben des Teilvolkes F ein halbes Pfund Heidehonig, dem ein Eßlöffel schwarzer Rübensirup (Melasse) beigemischt war, gegossen. D und E erhielten nichts.

Acht Tage später wurde mit den Völkern D und F ein Zwei-Völker-Versuch durchgeführt. (Versuch 9). Von den insgesamt 74 ausgeflogenen Neulingen waren 54 am volkseigenen und 20 am volksfremden Futterplatz markiert worden (Volk F: $S_F = 43:14$; Volk D: $S_D = 11:6$), was

[1] Ich bezweifle die Richtigkeit dieser Abfall-Duftstofftheorie. Es werden im Tierreich zwar manchmal Exkrete zur olfaktorischen Markierung benützt, die meisten Duftstoffe sind jedoch, ebenso wie andere Drüsenprodukte, keine Exkrete.

[2] Adam (1950) bezweifelt — sicher zu Unrecht —, daß von den Völkern eines Standes eingetragene Nektar- und Pollensorten sich geruchlich so voneinander unterscheiden, daß dadurch unterschiedliche Stockgerüche entstehen könnten. Im Recht ist er — wie wir nun wissen — aber mit seiner im gleichen Artikel geäußerten Meinung, daß der Duft des Duftorgans unspezifisch alle Bienen lockt.

einem Spezifitätsindex von 2,70 entspricht. Schon innerhalb einer Woche nach der Teilung hatte sich die nach Meinung der Autoren statistisch gesicherte ($P = 0{,}006$) Verteilungsdifferenz ausgebildet.

Am 5. 10. wurden die beiden nichtgefütterten Teilvölker D und E getestet. Nun war die Neulingsverteilung unspezifisch; es flogen angenähert ebensoviel Bienen zum volkseigenen (38), wie zum volksfremden (33) Futterplatz ($S_D = 22:20 = 1{,}10$; $S_E = 16:13 = 1{,}23$).

Am darauffolgenden Tag wurde schließlich noch das gefütterte Teilvolk F mit dem ungefütterten Stockdrittel E kombiniert. Jetzt war der Neulingsanflug wieder volksspezifisch: 72 waren richtig und nur 21 falsch geflogen ($S_F = 37:16 = 2{,}31$; $S_E = 35:5 = 7{,}00$).

Ich bin mit den beiden Autoren einer Meinung, daß die mehr oder weniger stockspezifische Verteilung der Neulinge durch die Wirkung von Geruchstoffen zustande kam. Mit ihrem Schluß jedoch, daß dafür das Sekret der Nassonoffschen (oder anderer Duftdrüsen) verantwortlich sei, bin ich nicht einverstanden. Er ist nicht zwingend. — Natürlich *könnte* sich die Qualität des Duftsekrets der Bienen des Volkes F unter dem Einfluß der Heidehonig-Rübensirup-Diät verändert haben. Eine viel einfachere Erklärung ist jedoch die folgende: Das zugefütterte Sirup-Honig-Gemisch gab der Beute des Volkes F einen bestimmten, von D und E abweichenden Geruch. Dieser Geruch haftete den Individuen von F als Adsorptionsgeruch an und bewirkte die (meist nicht einmal sehr hohe) stockspezifische Verteilung der Neulinge. Der Sterzelduft braucht an der spezifischen Reaktion nicht beteiligt zu sein[1, 2].

Welche der beiden Deutungen richtig ist, läßt sich entscheiden. Man muß bei Kontrollversuchen den Sirup so beigeben, daß er zwar seine Duftwirkung zu entfalten vermag, von den Bienen aber nicht aufgeleckt werden kann. Entsprechende Experimente sind im folgenden Kapitel geschildert.

[1] Daran ändert auch das Ergebnis des Versuches 12, auf den wir hier nicht näher eingehen brauchen, nichts. Es besagt nur, daß sich Neulinge am Trachtort eher geruchlich als visuell orientieren und daß der „alte" Platz mehr nach Bienen und Duftorganduft roch als die paar Sammlerinnen an der anders riechenden neuen Trachtstelle.

[2] Der Vollständigkeit halber sei hier noch eine Arbeit von LECOMTE erwähnt, die 1957 erschien. LECOMTE bot Sammelbienen am Futterplatz das Zuckerwasser in mit Glasperlen gefüllten Petrischalen. Nach eintägigem Beflug überführte er die Glaskugeln in Alkohol bzw. Äther. Die so gewonnenen Extrakte bzw. deren Rückstände prüfte er, ebenso wie alkoholische Extrakte aus ganzen oder geteilten Bienenleibern, auf ihre anlockende Wirkung auf Bienen. Auf Grund seiner Ergebnisse schließt LECOMTE, daß es vier verschiedene Stoffe gibt, die das Verhalten der Bienen beeinflussen: 1. einen allgemein anlockenden, welcher dem Duftorgan entstammt; 2. einen alle Bienen abstoßenden Schreckstoff; 3. einen nur für Stockfremde abstoßenden, für Stockgenossen jedoch anziehenden Stoff und 4. einen Geruchsstoff, der nur Stockgenossinnen abstößt. Die Ergebnisse weiterer Untersuchungen sind abzuwarten.

2. Kombinierte Versuche

Variierte der Duft der Sterzeldrüse — entsprechend der Meinung von KALMUS und RIBBANDS — tatsächlich mit der qualitativen Zusammensetzung der aufgenommenen Nahrung, so wäre zu erwarten, daß bei *Spontanwahlversuchen* (s. S. 438) die anfliegenden Neulinge volkseigene Duftschnitzel von volksfremden vor allen Dingen dann klar auseinanderhalten würden, wenn sich die aufgestapelten Honige deutlich voneinander unterscheiden.

Beschränkt sich die Wirkung der differenten Nahrung jedoch nur auf eine äußere Beduftung der Bienenleiber, so darf sich bei Spontanwahlversuchen an der zufallsmäßigen Neulingsverteilung nichts ändern. Andererseits müßte bei *Zwei-Völker-Versuchen* (s. S. 428) auch schon dann eine stockspezifische Neulingsverteilung auftreten, wenn verschieden riechende Honigvorräte so in die Stöcke gegeben werden, daß sie zwar ihre geruchliche Wirkung entfalten, von den Bienen jedoch nicht aufgesaugt werden können. Sollte diese Annahme stimmen, so ist schließlich zu erwarten, daß die Neulingsverteilung auch bei Zwei-Völker-Versuchen unspezifisch wird, wenn die beiden Behausungen (und Honigvorräte) sich geruchlich *nicht* unterscheiden. — Durch die Kombination von Zwei-Völker- und Spontanwahlexperimenten muß es also möglich sein, festzustellen, welche der beiden Alternativen zutrifft.

Um die ankommenden Neulinge schon auf Grund ihrer Färbung am Versuchsort unterscheiden zu können wurden wieder Italiener- und Nigrabienen verwendet. Beide Völker waren reinrassig. Sie standen 20 m voneinander entfernt im Garten des Zoologischen Instituts in München; die Fluglöcher wiesen nach Osten. Etwa 20 m davor und gleich weit von beiden entfernt war der kleine Experimentiertisch (s. Fußnote S. 438) aufgestellt. Bei den Zwei-Völker-Versuchen war er mit einer Hartfaserplatte und — stets frischer — doppelter Lage Filtrierpapier bedeckt. Darauf standen die farbmarkierten[1] Futterplätze im Abstand von 60 cm.

Bei den Spontanwahlversuchen wurden, in Abweichung von den früheren Experimenten, nun (wie bei den Zwei-Völker-Versuchen) beide Völker gleichzeitig getestet. Um die Untersuchungen im Bereich des Instituts durchführen zu können, war außerdem darauf verzichtet worden, die Futterplätze hoch über dem Versuchsort zu errichten. Wenn man die beiden alarmierenden Scharen an möglichst verborgenen Stellen sammeln läßt, gelingt es auch so, die Trachtorte vom Versuchsort zu trennen. In unserem Fall waren die 2 Futterplätze 3 m vom Versuchstisch entfernt hinter Pappblenden versteckt. Die Futtergläser waren zudem in Kartonkästchen untergebracht, deren Einschlupföffnungen so

[1] Die beiden kreisrunden (Durchmesser 4 cm) Farbpapiere waren selbstverständlich mit Glasplatten bedeckt.

bemessen waren, daß dort ankommende Neulinge unschwer abgefangen und getötet werden konnten. Das war aber nur relativ selten nötig; die meisten flogen am Versuchstisch an. Dieser war, wie bei den früher durchgeführten Spontanwahlversuchen, mit Glasplatten bedeckt. Zur Wahl standen 3 Versuchselemente. Die mittlere Schale war duftfrei, in die beiden seitlichen wurde alle 30 min (nicht öfter!) je ein indirekt beduftetes Nigra- bzw. Italienerplättchen gegeben. Der Duftstoff wurde den ankommenden Neulingen abgenommen. Ein halbstündlicher Wechsel der Schälchengarnituren sollte ihre Verunreinigung durch die sich niederlassenden Bienen verhindern. Die Reinigung und Handhabung der Gefäße geschah wie üblich (s. S. 437).

Bei beiden Versuchstypen stand der Tisch senkrecht zur Windrichtung. Er wurde alle 15 min um 180° gedreht. Die Neulinge fing man, kurz nachdem sie sich zum Saugen niedergelassen hatten, ab. Ihre Anzahl wurde alle 5 min summiert.

Am 26. 8. gab ich beide Völker in völlig gleichartige, neue 5-Waben-Beuten (sog. Ablegerkästen). Am Tag darauf tauschte ich je 2 Waben gegen Mittelwände aus, die in neue Rahmen eingezogen waren. Am 29. 8. wurden nochmals je 2 Waben durch Mittelwände ersetzt. Die — ebenfalls neuen — Rahmen dieser Mittelwände waren um 2 cm weniger hoch als normale, unten jedoch mit leicht abnehmbaren Leisten versehen. Beide Völker erhielten bis zum Versuchsbeginn jeden Abend 125 cm^3 reines, 2-molares Zuckerwasser.

Außerdem waren 2 Zinkblechwannen vorbereitet. Sie waren 42 cm lang, 6 cm breit und 2 cm hoch und damit so groß, daß sie gerade den Raum unter den verkürzten Waben einzunehmen vermochten, wenn man von diesen die abnehmbaren Leisten entfernt hatte. Sie waren beide durch gutsitzende Gitter, durch die die Bienen weder hindurchschlüpfen, noch ihren Kopf stecken konnten, abschließbar.

Die neuen Beuten und Rahmen, die Mittelwände und das eingefütterte Zuckerwasser sollten für beide Völker eine möglichst einheitliche geruchliche Ausgangssituation schaffen; vor allem aber sollte verhindert werden, daß andere als von der Nahrung oder den Bienen selbst herrührende Stoffe die Beuten geruchlich kennzeichneten. Ganz war diese Forderung freilich nicht zu erfüllen, da wegen der fortgeschrittenen Jahreszeit wenigstens eine Brutwabe in den Stöcken belassen werden mußte. Es bestand sonst die Gefahr, daß die Völker nicht wieder in Brut gingen. Sie wären dann, wegen zu geringen Sammeleifers für die Versuche unbrauchbar gewesen.

Wie rasch selbst von zwei benachbarten Völkern verschiedene Nahrung eingetragen werden kann, machte eine Stockkontrolle am 2. 9. offenkundig. Schon an diesem Termin, also nur 6 Tage nach dem Umsetzen, unterschieden sich die eingetragenen Honige merklich. Der

des Italienervolkes hatte ein normales Aussehen, der der Nigrabienen war intensiv rot. Sie hatten einen Obststand entdeckt und den roten Saft verletzter Pflaumen eingetragen.

Der Geruch des Materials der Beuten, Rahmen und Mittelwände war in beiden Stöcken also derselbe. Wenn wir von den belassenen Brutwaben absehen, so konnten geruchliche Unterschiede nur von den Bienen selbst oder von der eingetragenen Nahrung herrühren.

Das also war die Ausgangssituation. Am 2. 9. wurde bei sehr schönem Wetter von 9^{05}—14^{05} Uhr der erste Zwei-Völker-Versuch durchgeführt. Die von den Sammlerinnen alarmierten Italiener- und Nigraneulinge flogen beide Futterplätze an. Sie bevorzugten jedoch, wenn auch nicht sehr ausgeprägt, so doch eindeutig den der Volksgenossen.

Um die Ergebnisse dieser Versuche einheitlich und anschaulich kennzeichnen zu können, wollen wir einen Bevorzugungsindex B einführen. Er soll bei den Zwei-Völker- und bei den Spontanwahlversuchen angeben, wievielmal mehr der Nigrafutterplatz oder Nigraduft vor dem Italienerfutterplatz bzw. Italienerduft bevorzugt wurde.

B ist also gleich

$$\frac{\text{Anzahl der Neulinge am Nigrafutterplatz bzw. Nigraduft}}{\text{Anzahl der Neulinge am Italienerfutterplatz bzw. Itai.-Duft}}.$$

Ist $B = 1$, so wurden beide Orte gleich häufig angeflogen, ist er > 1, so wurden die Nigrabienen bzw. der Nigraduft bevorzugt, ist er < 1, so war das Interesse für die Italiener größer. Die Ergebnisse sämtlicher Versuche sind in Tabelle 10 zusammengestellt.

Wie daraus zu entnehmen ist, wurde beim Versuch K_{1a} von den Neulingen beider Stöcke der *stockeigene* Futterplatz etwas mehr als doppelt so häufig als der stockfremde angeflogen. Der Bevorzugungsindex für die Italienerinnen $B_I = 0{,}48$, der für die Nigrabienen $B_N = 2{,}48$.

Wenn dieses Ergebnis — der Theorie von Kalmus und Ribbands entsprechend — durch unterschiedliche Lockdüfte zustande kam, mußten sich die Neulinge bei der Spontanwahl vor bienenfreien, nur Sterzelduftplättchen enthaltenden Versuchselementen genauso entscheiden. Das war *nicht* der Fall! In den am 3. und 4. 9. durchgeführten Experimenten K_{1b} und K_{1c} wurde von den Neulingen beider Stöcke *beide Male* der Nigraduft bevorzugt. Eine Addition der Anzahlen der zugeflogenen Bienen ergibt für die Italiener einen B_I von 1,63 und für die Nigra einen B_N von 1,39. (Wieder überrascht wie nah die Bevorzugungszahlen beieinanderliegen.) Das Ergebnis gleicht ganz den Resultaten früherer Spontanwahlversuche (S. 438ff.); von einer stockspezifischen Reaktion kann keine Rede sein. Der Nigraduft war wohl etwas stärker, lockte mehr und wurde darum von den Nigra- *und* von den Italienerneulingen etwas mehr angeflogen als der Italienerduft. Daß es sich dabei tatsächlich um die Wirkung quantitativer Lockstoffunterschiede

handelt, wurde zwar speziell für diesen Versuch nicht bewiesen, es liegen jedoch beweisende Zusatzexperimente für einige später ausgeführte Spontanwahlversuche vor (s. unten und Fußnoten S. 460).

Am 8. 9. habe ich bei beiden Völkern die abnehmbaren Leisten der verkürzten Waben entfernt. In den Raum, der dadurch zwischen den unteren Rahmenleisten und dem Boden des Stockes frei geworden war, wurden die zwei (mit Gittern bedeckten) Blechwannen gestellt. Die des Italienerstockes blieb leer; in die der Nigrabienen aber kamen drei mit Filtrierpapier ausgeschlagene Glasschälchen von 4 cm Durchmesser und 1 cm Höhe. Mittags um 12 Uhr gab ich in jede der Glasschalen je $^1/_3$ cm³ einer Lösung aus 5 cm³ Paraffinöl (DAB 6) und 1 cm³ Geraniumöl. Auf diese Weise sollten die Stockgerüche beider Völker verschieden gemacht werden. Dies gelang auch sehr rasch; schon nach wenigen Stunden konnte man das Geraniumöl deutlich am Flugloch des Nigravolkes riechen.

Der Spontanwahltest (K_{2a} am 9. 9.) ergab wieder einen unspezifischen Neulingsanflug. Allerdings lockte diesmal der Italienerduft etwas mehr. $B_I = 0{,}84$; $B_N = 0{,}87$. Bei den am 10. und 14. 9. angesetzten Zwei-Völkerversuchen (K_{2b} und K_{2c}) war, wie nicht anders zu erwarten, die Neulingsverteilung jedoch wie üblich stockspezifisch. $B_I = 0{,}38$; $B_N = 2{,}00$.

Am Abend des 14. 9. wurde auch das Italienervolk mit Geraniumöl beduftet. Am 16. und am 20. 9. habe ich nochmals je 1 cm³ der Duftlösung in die beiden Stöcke gegeben. Erst ab 22. war das Wetter wieder so günstig, daß experimentiert werden konnte. Das Ergebnis der drei Zwei-Völker-Versuche (K_{3a}, K_{3b} und K_{3c}) vom 22., 24. und 25. 9. zeigt, daß nun auch hier der Neulingsanflug unspezifisch oder höchstens schwach spezifisch ist. $B_I = 0{,}63$; $B_N = 0{,}99$.

Kaltes und regnerisches Wetter verzögerte leider die Durchführung des zugehörigen Spontanwahlversuches um mehr als 14 Tage. Am 15. 10. wurde nochmal in die Völker Duftlösung gegeben. Am 16. 10. erfolgte dann der Test. Wiederum war die Neulingsverteilung unspezifisch und wiederum wurde von den Neulingen beider Rassen überaus einheitlich ein und derselbe Duft vermehrt angeflogen. $B_I = 0{,}56$; $B_N = 0{,}54$.

Unmittelbar im Anschluß an diesen letzten Versuch habe ich die Anzahl der Nigraduftplättchen, also den Duft, der weniger Anflüge aufzuweisen hatte, verdoppelt. Nun wurde von beiden Völkern eindeutig dieser, von Nigrabienen stammende Duft vermehrt angeflogen. Die Bevorzugungsindizes sind: $B_I = 53:20 = 2{,}65$ und $B_N = 57:40 = 1{,}30$. Damit ist wiederum gezeigt, *daß die Bevorzugung des von dem einen oder anderen Volke stammenden Lockduftes ihre Ursache in quantitativen Unterschieden hat.* (Das Ergebnis dieses Versuches K_{3d} ist in Tabelle 10 nicht enthalten.)

Tabelle 10. *Kombinierte Versuche 1954. Neulingsverteilung bei Zwei-Völker- und bei Spontanwahlversuchen nach verschiedener Behandlung der Stöcke*

I Italienerbienen; N Nigrabienen; A_I Anzahl der Bienen, die den Italienerfutterplatz bzw. den Italienerduft anflogen; A_N Anzahl der Bienen, die den Nigrafutterplatz bzw. den Nigraduft anflogen; *B* Bevorzugungsindex = $A_N : A_I$; stsp. stockspezifisch; unsp. unspezifisch; sch. sp. schwach spezifisch; unsp.ND unspezifisch, beide Male Nigraduft bevorzugt; unsp.ID unspezifisch, beide Male Italienerduft bevorzugt; * Versuch einen Tag und ** Versuch 9 Tage nach der Melasse-Einfütterung (s. Text S. 455ff).

Art der Behandlung der Stöcke		Rasse	Zwei-Völker-Versuche,					Spontanwahlversuche mit 2 Völkern				
			Vers.-Nr.	A_N	A_I	*B*	Verhalten	Vers.-Nr.	A_N	A_I	*B*	Verhalten
Beide Stöcke unbehandelt		I	K_{1a}	73	153	0,48	stsp.	$K_{1b,c}$	49	30	1,63	unsp. ND
		N		82	33	2,48	stsp.		89	64	1,39	
Mit Geraniumöl beduftet	I-Stock	I	$K_{2b,c}$	100	262	0,38	stsp.	K_{2a}	42	50	0,84	unsp. ID
		N		114	57	2,00	stsp.		40	46	0,87	
	I- und N-Stock	I	$K_{a,b,c}$	77	122	0,63	sch. sp.	K_{3d}	22	39	0,56	unsp. ID
		N		137	139	0,99	unsp.		30	56	0,54	
Italienervolk mit Melasse	beduftet	I	K_{4b}	21	56	0,38	stsp.	K_{4a}	44	32	1,38	unsp. ND
		N		88	24	3,67	stsp.		22	15	1,47	
	gefüttert . . .	I	K_{5b}	32	73	0,44	stsp.	K_{5a}*	31	26	1,19	unsp.
		N		95	20	4,75	stsp.		35	38	0,92	
		I						K_{5c}**	28	19	1,47	unsp. ND
		N							17	10	1,70	

Noch am gleichen Tage wurden die Schälchen mit dem Geraniumöl aus den Wannen entfernt. Im Nigrastock wurde die leere Wanne belassen, in die des Italienervolkes aber eine Mischung aus 230 g Honig und 2 Eßlöffel Melasse (= Rübensirup) gegossen. Der Gitterdeckel versperrte den Bienen den Zugang zur Melasse, ihre Duftwirkung konnte sich jedoch voll entfalten.

Die Neulingsverteilung des Spontanwahlversuches K_{4a} vom 18. 10. war wie üblich unspezifisch. Diesmal lockte wieder der Nigraduft mehr: $B_I = 1{,}38$ und $B_N = 1{,}47$[1]. Die bei dem zugehörigen Zwei-Völker-Versuch (K_{4b} am 19. 10.) ankommenden Neulinge entschieden sich nun jedoch wieder deutlich volksspezifisch. $B_I = 0{,}38$; $B_N = 3{,}67$.

Der letzte, entscheidende Versuch fehlte allerdings noch. Am 19. 10. abends wurde im Italienervolk das den Zugang zu dem besonderen Saft verwehrende Gitter entfernt und durch ein anderes ersetzt, das den Bienen erlaubte, das Honig-Sirup-Gemisch aufzulecken, ohne sich dabei zu beschmieren. Bis zum nächsten Morgen war fast alles in die Waben eingetragen.

Die Neulingsverteilung des am Nachmittag des 20. 10. durchgeführten Spontanwahlexperimentes (K_{5a}) war nach wie vor unspezifisch[2]. Der Einwand, daß in der zwischen Einfütterung und Experiment vergangenen kurzen Zeit vielleicht noch nicht genügend Melasse-Aromastoffe in die Drüsen des Duftorgans gelangt waren, ist nicht von der Hand zu weisen. Ich habe darum 9 Tage später ein weiteres Spontanwahlexperiment (K_{5c}) durchgeführt. Nun war seit der Einfütterung ebensoviel Zeit vergangen wie bei dem Experiment von KALMUS und RIBBANDS. Die Anflüge der Neulinge waren jedoch auch hier *unspezifisch*. Beide Rassen interessierten sich mehr für den Nigra- als für den Italienerduft: $B_I = 1{,}47$ und $B_N = 1{,}70$.

Deutlich stockspezifisch war jedoch die Verteilung der Neulinge bei dem, zwischen den beiden Spontanwahlversuchen, am 21. 10. durchgeführten Zwei-Völker-Versuch (K_{5b}): Von 105 Italienerinnen flogen 73 zum volkseigenen und 32 zum volksfremden Futterplatz. $B_I = 0{,}44$. Von den Nigrabienen flogen 95 richtig und 20 falsch: $B_N = 4{,}75$.

[1] Nach Verdoppelung der Italienerschnitzel veränderte sich der Neulingsanflug sofort wieder zuungunsten des Nigraduftes. Nun ist $B_I = 41 : 46 = 0{,}89$ und $B_N = 27 : 26 = 1{,}04$. Versuch $K_{4a'}$ am 18. 10. 54.

[2] Auch hier änderte sich die Neulingsverteilung sofort nach Veränderung der Duftquantitäten. Bei dem im Anschluß an K_{5a} durchgeführten Versuch $K_{5a'}$, war die Anzahl der Nigraschnitzel verdoppelt. Nun wurde sofort von beiden Rassen der Nigraduft vermehrt angeflogen: $B_I = 20 : 4 = 5{,}00$ und $B_N = 9 : 3 = 3{,}00$. Nach Verdoppelung der Italienerschnitzel ($K_{5a''}$) verschoben sich die Indizes sofort zugunsten des Italienerduftes: $B_I = 10 : 10 = 1{,}00$ und $B_N = 6 : 10 = 0{,}60$.

Schlußbetrachtung

Wenn nach der Schilderung der sehr oft der imkerlichen Praxis entstammenden Beobachtungen und nach den Dressur- und Spontanwahlversuchen noch irgendwelche Zweifel über die Art der physiologischen Bedeutung des Duftorgans der Honigbiene bestanden haben sollten, so haben sie die Ergebnisse der im letzten Kapitel geschilderten (kombinierten) Versuche beseitigt: Das Sekret der Nassonoffschen Drüse ist ein hochwirksamer Lockstoff[1], der gleichermaßen anziehend auf alle Bienen wirkt, gleichgültig aus welchem Stock sie stammen. Er ist zudem, wenigstens was die drei untersuchten Rassen *(Apis mellifica ligustica, A. m. carnica* und *A. m. nigra)* anlangt, nicht rassespezifisch[2]. Die Theorie von KALMUS und RIBBANDS, wonach das Sekret der Duftdrüse mit der eingetragenen Nahrung variiert, konnte widerlegt werden. Die im Nektar und Pollen enthaltenen Aromastoffe vermögen die Qualität des Lockstoffes nicht zu verändern.

Wohl aber sind sie es, die — zusammen mit der geruchlichen Eigenart der Bienenwohnung — dem Nest- oder Stockgeruch seine charakteristische Note geben. Diesen Nestgeruch schleppen die Bienen als Körperhaftgeruch mit sich herum und durch ihn — und nicht durch den Sterzelduft — sind sie, vorausgesetzt, daß sich die beiden Wohngerüche genügend unterscheiden, für andere als Volksgenossen oder Volksfremde erkennbar.

Nicht endogene, sondern exogene Stoffe sind also für die olfaktorische Markierung der Bienenwohnung verantwortlich. Die imkerliche Praxis weiß schon lange davon: Auch ZANDER (1949) empfiehlt, um zu verhindern, daß sich die Bienen gegenseitig abstechen, vor der Vereinigung zweier Völker Bienen und Beuten mit einem duftenden Wasser zu besprühen. Hätte jedes Volk einen erblich bedingten Nestgeruch, so wäre eine Maßnahme dieser Art letztlich wirkungslos; sie würde das gegenseitige Erkennen der beiden Gruppen höchstens verzögern, aber nicht — was in der Tat geschieht — aufheben. Und würden die Geruchstoffe erst nachdem sie den Stoffwechsel durchlaufen haben, zur Wirkung kommen, so wäre ein Einfüttern ein und derselben aromatischen Zuckerlösung einige Tage vor dem Vereinigen viel wirksamer.

Die Natur ist immer sparsam. Durch die naturgegebenen Verschiedenheiten der Nistplätze und durch die unterschiedliche Zusammensetzung des eingetragenen Nektars und Pollens wird auf viel einfachere

[1] Wegen seiner hohen anlockenden Wirkung hat man ihn in die Gruppe jener Stoffe eingereiht, die KARLSON und BUTENANDT (1959) und KARLSON und LÜSCHER (1959) als Pheromone bezeichnen (s. auch KARLSON 1960).

[2] Sogar Sexuallockstoffe sind bei Insekten nicht immer artspezifisch (s. BARTH 1937/38 und GÖTZ 1951).

und aufwendungsärmere Weise ein volkstypischer Nestgeruch erzeugt, als es über genetische und stoffwechselphysiologische Vorgänge möglich wäre. Das, was erreicht werden soll, wird auch so — wenigstens unter natürlichen Bedingungen — mit hinreichender Wirksamkeit erreicht. Die Baue wildlebender Bienen unterscheiden sich wohl immer auch geruchlich voneinander mehr als unsere modernen, im Fabrikationsbetrieb mehr oder weniger einheitlich hergestellten Beuten. Diese Tatsache und das regelmäßige Umhängen der Wechselrahmen-Waben mag unter anderem an dem häufigen Verfliegen der Bienen eines Standes Schuld sein. Daß dies — und das ist unbestritten — vor allem zur Zeit der Hochtracht häufig vorkommt[1], spricht ebenfalls gegen die Theorie der genetischen Bedingtheit des Stockgeruches, ist aber auf Grund der neugewonnenen Erkenntnisse voll verständlich: Da selbst im Frühjahr nicht alle Pflanzen gleichzeitig blühen, wird nicht zu selten eine reiche Tracht nur dann zustande kommen, wenn Blüten *einer* Pflanzenart massenhaft zur Verfügung stehen. Dann wird aber auch von verschiedenen Stöcken dieselbe Nahrung eingetragen und andauernd derselbe Blütenduft in die Behausungen eingeschleppt. Da ist es kein Wunder, wenn die heimkehrenden Sammlerinnen häufig in die verkehrte Wohnung gelangen und dort auch unbehelligt bleiben.

Aber auch zu anderen Zeiten gelangen die Bienen nicht zu selten in fremde Stöcke. Verirren sich heimkehrende Sammlerinnen, so werden sie, so sie ohne Zögern das fremde Heim betreten, ohne weiteres eingelassen. Benehmen sie sich dagegen auffällig, so werden sie, ebenso wie die im typischen Pendelflug ankommenden Räuberbienen, sofort attakiert (s. dazu auch BUTLER und FREE 1952). Der Geruch ist also gar nicht allein maßgeblich. Ob eine Biene als Volksfremde erkannt wird, hängt zum nicht geringen Teil vom Verhalten des Eindringlings ab.

Bei den Zwei-Völker-Versuchen beherrschen drei verschiedene Gerüche die Verteilung der Neulinge an den Futterplätzen: die beiden stocktypischen Körperhaftgerüche der 2 Sammlerinnengruppen und der qualitativ einheitliche Sterzelduft. Je nach dem Grad der Unterscheidbarkeit der beiden Nestgerüche werden die dadurch geprägten Körperhaftgerüche die Höhe der Verteilungsspezifität beeinflussen. Der an den Futterplätzen ausgeschüttete und je nach Menge verschieden stark wirkende Lockduft kann gleich- aber auch gegensinnig wirken, je nachdem, ob vor dem Anflug eines (beobachteten) Neulings gerade der volkseigene oder der volksfremde Futterplatz mit Sterzelduft geschwängert worden war. Nun ist es auch klar, warum die Neulingsverteilungen bei den Zwei-Völker-Versuchen so uneinheitlich sind und so stark und

[1] Das ist schon seit langem bekannt (s. v. BERLEPSCH 1860, v. BUTTEL-REEPEN 1915). Zum Thema Verfliegen der Bienen siehe außerdem: v. FRISCH 1915, RAUSCHMAYER 1928, KING 1932, WEISS 1952, FREE 1958.

kurzfristig schwanken. Bemerkenswert ist die Höhe der anlockenden Wirkung des Duftorganduftes. Bei den Spontanwahlversuchen des Jahres 1954 flogen insgesamt 1260 Bienen zu den bedufteten Schälchen, während an der — zwischen diesen beiden stehenden — duftfreien Schale nur 49 Neulinge, also weniger als 4% landeten.

Die Bedeutung der gewonnenen Erkenntnisse für die imkerliche Praxis liegt auf der Hand: Wir wissen nun, daß dann, wenn ein Verfliegen der Bienen eines Bienenstandes verhindert werden soll, außer der farblich-visuellen Markierung der Stöcke auch noch eine geruchliche notwendig und unter Umständen von entscheidender Bedeutung ist. Den Duft der Nassonoffschen Drüsen zum Zwecke einer chemischen Analyse zu gewinnen, schien bis jetzt nur wissenschaftlichen Wert zu haben. Solange man nämlich davon überzeugt war, daß er stockspezifisch nur die Bienen eines Volkes anlockt, war an seine Verwendung in der Imkerei nicht zu denken. Nun da wir wissen, daß er als Lockstoff volks- und rassenunspezifisch alle Bienen anzieht, ist die Möglichkeit, ihn mit Hilfe der Schnitzelmethode in genügender Menge zum Zwecke seiner chemischen Analyse zu gewinnen, auch von wirtschaftlicher Bedeutung. Gelänge es, ihn nach der Aufklärung seiner Konstitution künstlich herzustellen, so hätte man ein Mittel in der Hand, mit dem man — wohl am besten im Verein mit der Duftlenkung nach v. Frisch (1947) — die Sammelbienen an Trachtquellen lenken könnte, deren Beflug vom Standpunkt der Honiggewinnung oder Bestäubung erwünscht ist.

Summary

The scent organ of the honeybee was discovered by Nassonoff in 1883 (Nassonoff or Nasanov gland). Sladen (1901) was the first to recognize its true nature. He observed that bees had exposed the scent gland while they exhibited the so called "joyful hum", that behaviour by which they produce a stream of air through rapid fanning of the wings, the head being bowed deeply forward and the tail raised sharply (Fig. 1). At the same time an pleasant smell can be perceived, which has been proven to be produced by the Nassonoff gland. The odour is quickly dispersed through the rapid fanning of the wings. That it is an odour with an alluring effect on other bees was demonstrated in 1923/24 by v. Frisch. Moreover, he found that the bees make use of their scent organs not only during fanning and scent dispersal (in German "sterzeln") but also that they expose it at plentiful crops. In the latter case a rapid vibration of the wings does not take place (Fig. 3).

In 1926 v. Frisch and Rösch tried to find out whether the odour of the scent gland is specific for each colony and attracts only the hive-companions of that bee, which makes use of the scent gland, or

wether it is of a general nature and has an alluring effect on all bees, regardless from what colony they come. Based on the results of this experiment, which pointed to a colony-specific effect, and on the grounds of a surmise which was made by v. BUTTEL-REEPEN in 1915, many beekeepers and zoologists were up till now convinced that the colony odour of the bees receives its individual note through the odour of the scent organ. Also KALTOFEN (1951) and KALMUS and RIBBANDS (1952) found the attractant to be colony-specific, while the experiments of WOJTUSIAK (1934)[1] gave contrary results.

My observations and experiments brought the following results: an analysis of those situations in which the bees make use of their scent gland, makes it probable that the workers always fan and disperse scent —sterzeln —, after they have had lost for some time the *customary* (gewohnten) contact with their companions or with the queen. The ending of this situation, that is to say the renewal of contact, apparently causes the fanning and scent dispersal. A series of observations, which are reported, speak for the correctness of this hypothesis.

The scenting of the feeding place and the fanning (with scent dispersal) of bees at the hive-entrance and at the nesting place (of a swarm) serves in all cases to attract companions. In a few cases the purpose of the scent dispersal becomes only obvious, if one takes into consideration that the bees are insects, whose entire behaviour is directed to the society.

The colony odour of the bees is composed of at least 12 different components. That it receives its colony-individual note from the odour of the Nassonoff gland is unlikely, because the bees expose their scent organs only outside of the hive and never in it.

Twelve Zwei-Völker-Versuche according to the methods of v. FRISCH and RÖSCH (1926)[2] showed on the average a colony-specific behaviour of the newcomers, but the preference for the population's own feeding place was relatively insignificant. In 5 cases one of the two test colonies flew to the feeding place of the foreign colony.

This method (which also was used by KALMUS and RIBBANDS) has a disadvantage: since the recruits alight where the foragers with their functioning scent glands are collecting sugar water, it is not possible

[1] These experiments were not concluded and not published; the manuscript is available.

[2] Two groups of forager bees from two colonies A and B receive at two neighboring feeding places a and b such strong sugar-water that they set their scent glands in function. According to the authors oppinion, the distribution of the arriving recruits had to give information concerning the effect of the glandular secretion. If the odour is non-specific, then it is to be expected that the recruits from A and B fly to both a and b; however, if it differs from colony to colony, then most recruits from A must go to a, and from B to b.

to separate the effect of the odour of the Nassonoff gland from the effect of the smell adhering to the bodies of the bees. On the other hand, unanimous results would be expected if the alluring odour could be obtained free of other components. This is relatively easy done in the following way: if one squeezes fairly firmly the abdomen of a bee held between the thumb and index finger, the scent gland becomes exposed. The odiferous substance can now easily be wiped away with a piece of filterpaper held with a pointed forceps (Fig. 6).

Both training and spontaneous choice experiments were carried out with odiferous substance obtained in this manner. In the case of the former, 20 to 30 forager bees were trained for several hours to the odour of the scent gland obtained from recruits from their own colony and thereafter they were tested in a choice-experiment, whether they were capable to distinguish the attractant on which they were trained from that which was obtained from bees of an other colony. Also reverse experiments — training to the scent gland odour obtained of bees of another colony — were carried out.

The spontaneous choice experiments are a type of Zwei-Völker-Versuche but by suitable provisions it was arranged, that the feeding places of the both groups of foragers (from A and B, which were alarming the newcomers) were seperated from those places where the newcomers sought for sugar-water. There 3 feeding dishes were set up in linear arrangement. One contained scent gland odour taken from recruits from colony A, the other the same from bees of colony B. The middle dish was free of alluring substance. Since in these experiments (as in most Zwei-Völker-Versuchen) colonies of different races were used, which differed distinctly from one another in their coloring, it could be recognized without further ado from which hive an arriving newcomer originated. Immediately after alighting they were caught and killed.

Both methods yielded unanimous results: again the strongly attracting effect of the scent gland substance was demonstrated. In the spontaneous experiments of the year 1954, for example, 1260 bees flew to the dishes with the odour and only 49 (less than 4%) to those dishes free of it. The odour of the scent gland definitely is differentiated by bees from the odour of stinger-poison and from other odours; it is, however, neither colony nor race specific. It attracts without distinction all races which I investigated (*Apis mellifica ligustica*, *A. m. nigra* and *A. m. carnica*). If one scent gland odour is given preference, this is an expression of the quantitative differences of both alluring substances used. The effect can be reversed by variation of the quantities.

Kalmus and Ribbands (1952) believed to have proven with their experiments that the type of crop influenced the quality of the odour of the scent gland or other surface-glands. The "kombinierten Versuche"

which I made in 1954 (see p. 455) show, however, that a colony-specific behaviour of bees is to be attributed to the colony odour adhering to the surface of their bodies. With purebred Italian and Nigra colonies I carried out alternately Zwei-Völker-Versuche, in which the body odour of the forager bees could influence the decision of the newcomers as to where they would alight, and spontaneous choice experiments, in which these odiferous components were excluded. First of all I tested the untreated colonies, then the Nigra colony — and later both colonies — were scented in the hives with geranium oil; finally these odiferous substances were removed and a mixture of a half pound of honey and two tablespoons of black treacle was placed in the Italian colony in such a way that the bees could not feed on the sweet substance, nevertheless the smell of the treacle was able to exercise its effect. After additional experiments I removed the wire screen blocking the access to the mixture, so that Italian bees could now eat and store it. Then the behaviour of the bees was tested anew. Table 10 shows distinctly the different effects of body odour (in this case = colony odour) and the odour of the scent gland. If the colony odours are the same, the distribution of the newcomers to both feeding places in the Zwei-Völker-Versuche is approximately 1 : 1; if they are different, the colony's own feeding place is preferred. In the spontaneous choice experiments the distribution of the newcomers in every case is nonspecific, for even then, when one of the odours was preferred, it always was preferred by the newcomers of both colonies, and this surprisingly universally.

The reported experiments show that if bees are able to distinguish the companions of their own colony from foreigners, this is to be attributed to the colony odour, which adheres to their bodies. The odour of the scent gland is nonspecific; it attracts without distinction all bees.

Literatur

ADAM, BROTHER: Das Zusetzen der Königinnen. Schweiz. Bienenztg. **86**, 267 (1950).

BARTH, R.: Herkunft, Wirkung und Eigenschaften des weiblichen Sexualduftstoffes einiger Pyraliden. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **58**, 297 (1937/38).

BECKER, LORE: Untersuchungen über das Heimfindevermögen der Bienen. Z. vergl. Physiol. **41**, 1 (1958).

BERLEPSCH, A. v.: Die Biene und die Bienenzucht. Mühlhausen 1860.

BETHE, A.: Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Pflügers Arch. ges. Physiol. **70**, 15 (1898).

BUTENANDT, A.: Zur Kenntnis der Sexualstoffe bei Insekten. Jber. preuß. Akad. Wiss. **1939**, 97 (1940).

BUTLER, C. G.: The world of the honeybee. London 1954.

BUTLER, C. G., and J. B. FREE: The behaviour of worker honeybees at the hive entrance. Behaviour **4**, 263 (1952).

BUTTEL-REEPEN, H. v.: Sind die Bienen Reflexmaschinen? Biol. Zbl. **20**, 1 (1900).

BUTTEL-REEPEN, H. v.: Leben und Wesen der Biene. Braunschweig 1915.

Eckert, J. E.: The pollen required by a colony of honeybees. J. econ. Ent. **35**, 309 (1942).
Fischer, W.: Untersuchungen über die Riechschärfe der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **39**, 634 (1957).
Free, J. B.: The drifting of honeybees. J. agric. Sci. **51**, 294 (1958).
Frisch, K. v.: Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **35**, 1 (1915).
Frisch, K. v.: Über den Geruchsinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **37**, 1 (1920).
Frisch, K. v.: Über die „Sprache" der Bienen. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **40**, 1 (1923/24).
Frisch, K. v.: Versuche über die Lenkung des Bienenfluges durch Duftstoffe. Naturwissenschaften **31**, 445 (1943).
Frisch, K. v.: Die Tänze der Bienen. Öst. zool. Z. **1**, 1 (1946).
Frisch, K. v.: Duftgelenkte Bienen im Dienste der Landwirtschaft und Imkerei. Wien 1947.
Frisch, K. v.: Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienensprache. Naturwissenschaften **35**, 12 (1948).
Frisch, K. v., H. Heran u. M. Lindauer: Gibt es in der Sprache der Bienen eine Weisung nach oben oder unten? Z. vergl. Physiol. **35**, 219 (1953).
Frisch, K. v., u. G. A. Rösch: Neue Versuche über die Bedeutung von Duftorgan und Pollenduft für die Verständigung im Bienenvolk. Z. vergl. Physiol. **4**, 1 (1926).
Götz, B.: Die Sexualduftstoffe an Lepidopteren. Experientia (Basel) **7**, 406 (1951).
Hazelhoff, E. H.: De Luchtverversching van een Bijenkast gedurende den zomer. Maandschr. Bijent. **44**, 1 (1941).
Herold, E.: Zur Vorspielfrage. Imkerfreund **7**, 377 (1952).
Huber, F.: Nouvelles observations sur les abeilles. Paris u. Genf 1814.
Jacobs, W.: Das Duftorgan von Apis mellifica und ähnliche Hautdrüsen sozialer und solitärer Apiden. Z. Morph. Ökol. Tiere **3**, 1 (1925).
Jessup, J.: Ventilation by the bee colony. Rep. Ia. St. Apiar. 1924, S. 35—37. Zit. nach Ribbands 1953.
Kalmus, H., and C. R. Ribbands: The origin of the odours by which honeybees distinguish their companions. Proc. roy. Soc. B **140**, 50 (1952).
Kaltofen, R. S.: Das Problem des Volksduftes bei der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **33**, 462 (1951).
Karlson, P.: Pheromones. Ergebn. Biol. **22**, 212 (1960).
Karlson, P., and A. Butenandt: Pheromones (ectohormones) in insects. Ann. Rev. Entomol. **4**, 39 (1959).
Karlson, P., and M. Lüscher: "Pheromones": A new term for a class of biologically active substances. Nature (Lond.) **183**, 55 (1959).
Karlson, P., u. M. Lüscher: „Pheromone", ein Nomenklaturvorschlag für eine Wirkstoffklasse. Naturwissenschaften **46**, 63 (1959).
King, G. E.: Drifting bees may make production records of little value. Amer. Bee J. **72**, 141 (1932).
Kleine, G.: Das Ventilieren der Bienen. Bienenztg Nördlingen 1858.
Lecomte, J.: Sur le marquage olfactif des sources de nourriture par les abeilles butineuses. C. R. Acad. Sci. (Paris) **245**, 2385 (1957).
Lindauer, M.: Über die Einwirkung von Duft- und Geschmackstoffen sowie anderen Faktoren auf die Tänze der Biene. Z. vergl. Physiol. **31**, 348 (1949).
Lindauer, M.: Bienentänze in der Schwarmtraube. Naturwissenschaften **22**, 509 (1951).

Lindauer, M.: Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **36**, 391 (1954).
McIndoo, N. E.: The scent-producing organ of the honeybee. Proc. Acad. nat. Sci. (Philad.) **66**, 542 (1914).
McIndoo, N. E.: Recognition among insects. Smithson. misc. coll. **68**, 1 (1917).
Nixon, H. L., and C. R. Ribbands: Food transmission in the honeybee community. Proc. roy. Soc. B **140**, 43 (1952).
Otto, E.: Untersuchungen zur Frage der geruchlichen Orientierung bei Insekten. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **62**, 65 (1951).
Pasedach-Poeverlein, K.: Über das Spritzen der Bienen und die Konzentrationsänderung ihres Honigblaseninhaltes. Z. vergl. Physiol. **28**, 197 (1941).
Pérez, J.: Notes zoologiques. Act. Soc. Linnéenne de Bordeaux **47**, 245 (1894).
Rauschmayer, F.: Das Verfliegen der Bienen und die optische Orientierung am Bienenstand. Arch. Bienenk. **9**, 249 (1928).
Renner, M.: Die Haltung von Bienen in geschlossenen, künstlich beleuchteten Räumen. Naturwissenschaften **42**, 539 (1955a).
Renner, M.: Neue Untersuchungen über die physiologische Wirkung des Duftorganduftes der Honigbiene. Naturwissenschaften **42**, 541 (1955b).
Renner, M.: Neue Versuche über den Zeitsinn der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **40**, 85 (1957).
Renner, M.: Über ein weiteres Versetzungsexperiment zur Analyse des Zeitsinnes und der Sonnenorientierung der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **42**, 449 (1959).
Ribbands, C. R.: The behaviour and social life of honeybees. London 1953.
Roeder, K. D.: Insect Physiology. New York a. London 1953.
Schröder, C.: Handbuch der Entomologie. Jena 1928.
Sladen, F. W. L.: A scent-producing organ in the abdomen of the bee. Glean. Bee Cult. **29**, 639 (1901).
Sladen, F. W. L.: A scent-producing organ in the abdomen of the worker of Apis mellifica. Ent. mon. Mag. **38**, 208 (1902).
Snodgrass, R. E.: Anatomy of the honey bee. Ithaca, New York 1956.
Steinhoff, Hildtraut: Untersuchungen über die Haftfähigkeit von Duftstoffen am Bienenkörper. Z. vergl. Physiol. **31**, 38 (1948).
Synge, Ann D.: Pollen collection by honeybees. J. anim. Ecol. **16**, 122 (1947).
Todd, F. E., and R. K. Bishop: Trapping honeybee-gathered pollen and factors affecting yields. J. econ. Ent. **33**, 866 (1940).
Unhoch, N.: Anleitung zur wahren Kenntnis und zweckmäßigsten Behandlung der Bienen nach drey- und dreyßigjähriger genauer Beobachtung und Erfahrung. München 1823.
Weiss, K.: Vom Verfliegen der Bienen und der richtigen Markierung der Bienenkästen. Imkerfreund **7**, 211 (1952).
Wigglesworth, V. B.: The principles of insect physiology. London 1950.
Wojtusiak, R.: Unveröffentlicht. Manuskript liegt vor. 1934.
Wolf, E.: Über das Heimkehrvermögen der Bienen. Z. vergl. Physiol. **3**, 615 (1926); **6**, 227 (1927).
Zander, E.: Das Leben der Biene. Stuttgart 1947.
Zander, E.: Die Zucht der Biene. Stuttgart 1949.
Zoubareff, A.: A propos d'un organ de l'abeille nun encore decrit. Bul. Apicult. Suisse Romande **5**, 215 (1883). Englisch in Brit. Bee J. **136**, 296 (1883).

Dr. Max Renner,
München 2, Luisenstr. 14, Zoologisches Institut der Universität

2. *Kombinierte Versuche*

Variierte der Duft der Sterzeldrüse — entsprechend der Meinung von KALMUS und RIBBANDS — tatsächlich mit der qualitativen Zusammensetzung der aufgenommenen Nahrung, so wäre zu erwarten, daß bei *Spontanwahlversuchen* (s. S. 438) die anfliegenden Neulinge volkseigene Duftschnitzel von volksfremden vor allen Dingen dann klar auseinanderhalten würden, wenn sich die aufgestapelten Honige deutlich voneinander unterscheiden.

Beschränkt sich die Wirkung der differenten Nahrung jedoch nur auf eine äußere Beduftung der Bienenleiber, so darf sich bei Spontanwahlversuchen an der zufallsmäßigen Neulingsverteilung nichts ändern. Andererseits müßte bei *Zwei-Völker-Versuchen* (s. S. 428) auch schon dann eine stockspezifische Neulingsverteilung auftreten, wenn verschieden riechende Honigvorräte so in die Stöcke gegeben werden, daß sie zwar ihre geruchliche Wirkung entfalten, von den Bienen jedoch nicht aufgesaugt werden können. Sollte diese Annahme stimmen, so ist schließlich zu erwarten, daß die Neulingsverteilung auch bei Zwei-Völker-Versuchen unspezifisch wird, wenn die beiden Behausungen (und Honigvorräte) sich geruchlich *nicht* unterscheiden. — Durch die Kombination von Zwei-Völker- und Spontanwahlexperimenten muß es also möglich sein, festzustellen, welche der beiden Alternativen zutrifft.

Um die ankommenden Neulinge schon auf Grund ihrer Färbung am Versuchsort unterscheiden zu können wurden wieder Italiener- und Nigrabienen verwendet. Beide Völker waren reinrassig. Sie standen 20 m voneinander entfernt im Garten des Zoologischen Instituts in München; die Fluglöcher wiesen nach Osten. Etwa 20 m davor und gleich weit von beiden entfernt war der kleine Experimentiertisch (s. Fußnote S. 438) aufgestellt. Bei den Zwei-Völker-Versuchen war er mit einer Hartfaserplatte und — stets frischer — doppelter Lage Filtrierpapier bedeckt. Darauf standen die farbmarkierten[1] Futterplätze im Abstand von 60 cm.

Bei den Spontanwahlversuchen wurden, in Abweichung von den früheren Experimenten, nun (wie bei den Zwei-Völker-Versuchen) beide Völker gleichzeitig getestet. Um die Untersuchungen im Bereich des Instituts durchführen zu können, war außerdem darauf verzichtet worden, die Futterplätze hoch über dem Versuchsort zu errichten. Wenn man die beiden alarmierenden Scharen an möglichst verborgenen Stellen sammeln läßt, gelingt es auch so, die Trachtorte vom Versuchsort zu trennen. In unserem Fall waren die 2 Futterplätze 3 m vom Versuchstisch entfernt hinter Pappblenden versteckt. Die Futtergläser waren zudem in Kartonkästchen untergebracht, deren Einschlupföffnungen so

[1] Die beiden kreisrunden (Durchmesser 4 cm) Farbpapiere waren selbstverständlich mit Glasplatten bedeckt.

bemessen waren, daß dort ankommende Neulinge unschwer abgefangen und getötet werden konnten. Das war aber nur relativ selten nötig; die meisten flogen am Versuchstisch an. Dieser war, wie bei den früher durchgeführten Spontanwahlversuchen, mit Glasplatten bedeckt. Zur Wahl standen 3 Versuchselemente. Die mittlere Schale war duftfrei, in die beiden seitlichen wurde alle 30 min (nicht öfter!) je ein indirekt beduftetes Nigra- bzw. Italienerplättchen gegeben. Der Duftstoff wurde den ankommenden Neulingen abgenommen. Ein halbstündlicher Wechsel der Schälchengarnituren sollte ihre Verunreinigung durch die sich niederlassenden Bienen verhindern. Die Reinigung und Handhabung der Gefäße geschah wie üblich (s. S. 437).

Bei beiden Versuchstypen stand der Tisch senkrecht zur Windrichtung. Er wurde alle 15 min um 180° gedreht. Die Neulinge fing man, kurz nachdem sie sich zum Saugen niedergelassen hatten, ab. Ihre Anzahl wurde alle 5 min summiert.

Am 26. 8. gab ich beide Völker in völlig gleichartige, neue 5-Waben-Beuten (sog .Ablegerkästen). Am Tag darauf tauschte ich je 2 Waben gegen Mittelwände aus, die in neue Rahmen eingezogen waren. Am 29. 8. wurden nochmals je 2 Waben durch Mittelwände ersetzt. Die — ebenfalls neuen — Rahmen dieser Mittelwände waren um 2 cm weniger hoch als normale, unten jedoch mit leicht abnehmbaren Leisten versehen. Beide Völker erhielten bis zum Versuchsbeginn jeden Abend 125 cm^3 reines, 2-molares Zuckerwasser.

Außerdem waren 2 Zinkblechwannen vorbereitet. Sie waren 42 cm lang, 6 cm breit und 2 cm hoch und damit so groß, daß sie gerade den Raum unter den verkürzten Waben einzunehmen vermochten, wenn man von diesen die abnehmbaren Leisten entfernt hatte. Sie waren beide durch gutsitzende Gitter, durch die die Bienen weder hindurchschlüpfen, noch ihren Kopf stecken konnten, abschließbar.

Die neuen Beuten und Rahmen, die Mittelwände und das eingefütterte Zuckerwasser sollten für beide Völker eine möglichst einheitliche geruchliche Ausgangssituation schaffen; vor allem aber sollte verhindert werden, daß andere als von der Nahrung oder den Bienen selbst herrührende Stoffe die Beuten geruchlich kennzeichneten. Ganz war diese Forderung freilich nicht zu erfüllen, da wegen der fortgeschrittenen Jahreszeit wenigstens eine Brutwabe in den Stöcken belassen werden mußte. Es bestand sonst die Gefahr, daß die Völker nicht wieder in Brut gingen. Sie wären dann, wegen zu geringen Sammeleifers für die Versuche unbrauchbar gewesen.

Wie rasch selbst von zwei benachbarten Völkern verschiedene Nahrung eingetragen werden kann, machte eine Stockkontrolle am 2. 9. offenkundig. Schon an diesem Termin, also nur 6 Tage nach dem Umsetzen, unterschieden sich die eingetragenen Honige merklich. Der

des Italienervolkes hatte ein normales Aussehen, der der Nigrabienen war intensiv rot. Sie hatten einen Obststand entdeckt und den roten Saft verletzter Pflaumen eingetragen.

Der Geruch des Materials der Beuten, Rahmen und Mittelwände war in beiden Stöcken also derselbe. Wenn wir von den belassenen Brutwaben absehen, so konnten geruchliche Unterschiede nur von den Bienen selbst oder von der eingetragenen Nahrung herrühren.

Das also war die Ausgangssituation. Am 2. 9. wurde bei sehr schönem Wetter von 9^{05}—14^{05} Uhr der erste Zwei-Völker-Versuch durchgeführt. Die von den Sammlerinnen alarmierten Italiener- und Nigraneulinge flogen beide Futterplätze an. Sie bevorzugten jedoch, wenn auch nicht sehr ausgeprägt, so doch eindeutig den der Volksgenossen.

Um die Ergebnisse dieser Versuche einheitlich und anschaulich kennzeichnen zu können, wollen wir einen Bevorzugungsindex B einführen. Er soll bei den Zwei-Völker- und bei den Spontanwahlversuchen angeben, wievielmal mehr der Nigrafutterplatz oder Nigraduft vor dem Italienerfutterplatz bzw. Italienerduft bevorzugt wurde.

B ist also gleich

$$\frac{\text{Anzahl der Neulinge am Nigrafutterplatz bzw. Nigraduft}}{\text{Anzahl der Neulinge am Italienerfutterplatz bzw. Ital.-Duft}}$$

Ist $B = 1$, so wurden beide Orte gleich häufig angeflogen, ist er > 1, so wurden die Nigrabienen bzw. der Nigraduft bevorzugt, ist er < 1, so war das Interesse für die Italiener größer. Die Ergebnisse sämtlicher Versuche sind in Tabelle 10 zusammengestellt.

Wie daraus zu entnehmen ist, wurde beim Versuch K_{1a} von den Neulingen beider Stöcke der *stockeigene* Futterplatz etwas mehr als doppelt so häufig als der stockfremde angeflogen. Der Bevorzugungsindex für die Italienerinnen $B_I = 0{,}48$, der für die Nigrabienen $B_N = 2{,}48$.

Wenn dieses Ergebnis — der Theorie von Kalmus und Ribbands entsprechend — durch unterschiedliche Lockdüfte zustande kam, mußten sich die Neulinge bei der Spontanwahl vor bienenfreien, nur Sterzelduftplättchen enthaltenden Versuchselementen genauso entscheiden. Das war *nicht* der Fall! In den am 3. und 4. 9. durchgeführten Experimenten K_{1b} und K_{1c} wurde von den Neulingen beider Stöcke *beide Male* der Nigraduft bevorzugt. Eine Addition der Anzahlen der zugeflogenen Bienen ergibt für die Italiener einen B_I von 1,63 und für die Nigra einen B_N von 1,39. (Wieder überrascht wie nah die Bevorzugungszahlen beieinanderliegen.) Das Ergebnis gleicht ganz den Resultaten früherer Spontanwahlversuche (S. 438ff.); von einer stockspezifischen Reaktion kann keine Rede sein. Der Nigraduft war wohl etwas stärker, lockte mehr und wurde darum von den Nigra- *und* von den Italienerneulingen etwas mehr angeflogen als der Italienerduft. Daß es sich dabei tatsächlich um die Wirkung quantitativer Lockstoffunterschiede

handelt, wurde zwar speziell für diesen Versuch nicht bewiesen, es liegen jedoch beweisende Zusatzexperimente für einige später ausgeführte Spontanwahlversuche vor (s. unten und Fußnoten S. 460).

Am 8. 9. habe ich bei beiden Völkern die abnehmbaren Leisten der verkürzten Waben entfernt. In den Raum, der dadurch zwischen den unteren Rahmenleisten und dem Boden des Stockes frei geworden war, wurden die zwei (mit Gittern bedeckten) Blechwannen gestellt. Die des Italienerstockes blieb leer; in die der Nigrabienen aber kamen drei mit Filtrierpapier ausgeschlagene Glasschälchen von 4 cm Durchmesser und 1 cm Höhe. Mittags um 12 Uhr gab ich in jede der Glasschalen je $^1/_3$ cm³ einer Lösung aus 5 cm³ Paraffinöl (DAB 6) und 1 cm³ Geraniumöl. Auf diese Weise sollten die Stockgerüche beider Völker verschieden gemacht werden. Dies gelang auch sehr rasch; schon nach wenigen Stunden konnte man das Geraniumöl deutlich am Flugloch des Nigravolkes riechen.

Der Spontanwahltest (K_{2a} am 9. 9.) ergab wieder einen unspezifischen Neulingsanflug. Allerdings lockte diesmal der Italienerduft etwas mehr. $B_I = 0{,}84$; $B_N = 0{,}87$. Bei den am 10. und 14. 9. angesetzten Zwei-Völkerversuchen (K_{2b} und K_{2c}) war, wie nicht anders zu erwarten, die Neulingsverteilung jedoch wie üblich stockspezifisch. $B_I = 0{,}38$; $B_N = 2{,}00$.

Am Abend des 14. 9. wurde auch das Italienervolk mit Geraniumöl beduftet. Am 16. und am 20. 9. habe ich nochmals je 1 cm³ der Duftlösung in die beiden Stöcke gegeben. Erst ab 22. war das Wetter wieder so günstig, daß experimentiert werden konnte. Das Ergebnis der drei Zwei-Völker-Versuche (K_{3a}, K_{3b} und K_{3c}) vom 22., 24. und 25. 9. zeigt, daß nun auch hier der Neulingsanflug unspezifisch oder höchstens schwach spezifisch ist. $B_I = 0{,}63$; $B_N = 0{,}99$.

Kaltes und regnerisches Wetter verzögerte leider die Durchführung des zugehörigen Spontanwahlversuches um mehr als 14 Tage. Am 15. 10. wurde nochmal in die Völker Duftlösung gegeben. Am 16. 10. erfolgte dann der Test. Wiederum war die Neulingsverteilung unspezifisch und wiederum wurde von den Neulingen beider Rassen überaus einheitlich ein und derselbe Duft vermehrt angeflogen. $B_I = 0{,}56$; $B_N = 0{,}54$.

Unmittelbar im Anschluß an diesen letzten Versuch habe ich die Anzahl der Nigraduftplättchen, also den Duft, der weniger Anflüge aufzuweisen hatte, verdoppelt. Nun wurde von beiden Völkern eindeutig dieser, von Nigrabienen stammende Duft vermehrt angeflogen. Die Bevorzugungsindizes sind: $B_I = 53:20 = 2{,}65$ und $B_N = 57:40 = 1{,}30$. Damit ist wiederum gezeigt, *daß die Bevorzugung des von dem einen oder anderen Volke stammenden Lockduftes ihre Ursache in quantitativen Unterschieden hat.* (Das Ergebnis dieses Versuches K_{3d} ist in Tabelle 10 nicht enthalten.)

Tabelle 10. *Kombinierte Versuche 1954. Neulingsverteilung bei Zwei-Völker- und bei Spontanwahlversuchen nach verschiedener Behandlung der Stöcke*

I Italienerbienen; N Nigrabienen; A_I Anzahl der Bienen, die den Italienerfutterplatz bzw. den Italienerduft anflogen; A_N Anzahl der Bienen, die den Nigrafutterplatz bzw. den Nigraduft anflogen; *B* Bevorzugungsindex = $A_N : A_I$; stsp. stockspezifisch; unsp. unspezifisch; sch. sp. schwach spezifisch; unsp.ND unspezifisch, beide Male Nigraduft bevorzugt; unsp.ID unspezifisch, beide Male Italienerduft bevorzugt; * Versuch einen Tag und ** Versuch 9 Tage nach der Melasse-Einfütterung (s. Text S. 455ff).

Art der Behandlung der Stöcke		Rasse	Zwei-Völker-Versuche					Spontanwahlversuche mit 2 Völkern				
			Vers.-Nr.	A_S	A_I	*B*	Verhalten	Vers.-Nr.	A_S	A_I	*B*	Verhalten
Beide Stöcke unbehandelt		I	K_{1a}	73	153	0,48	stsp.	$K_{1b,c}$	49	30	1,63	unsp. ND
		N		82	33	2,48	stsp.		89	64	1,39	
Mit Geraniumöl beduftet	I-Stock	I	$K_{2b,c}$	100	262	0,38	stsp.	K_{2a}	42	50	0,84	unsp. ID
		N		114	57	2,00	stsp.		40	46	0,87	
	I- und N-Stock	I	K a, b, c	77	122	0,63	sch. sp.	K_{3d}	22	39	0,56	unsp. ID
		N		137	139	0,99	unsp.		30	56	0,54	
Italienervolk mit Melasse	beduftet	I	K_{4b}	21	56	0,38	stsp.	K_{4a}	44	32	1,38	unsp. ND
		N		88	24	3,67	stsp.		22	15	1,47	
	gefüttert . . .	I	K_{5b}	32	73	0,44	stsp.	K_{5a}*	31	26	1,19	unsp.
		N		95	20	4,75	stsp.		35	38	0,92	
		I						K_{5c}**	28	19	1,47	unsp. ND
		N							17	10	1,70	

Noch am gleichen Tage wurden die Schälchen mit dem Geraniumöl aus den Wannen entfernt. Im Nigrastock wurde die leere Wanne belassen, in die des Italienervolkes aber eine Mischung aus 230 g Honig und 2 Eßlöffel Melasse (= Rübensirup) gegossen. Der Gitterdeckel versperrte den Bienen den Zugang zur Melasse, ihre Duftwirkung konnte sich jedoch voll entfalten.

Die Neulingsverteilung des Spontanwahlversuches K_{4a} vom 18. 10. war wie üblich unspezifisch. Diesmal lockte wieder der Nigraduft mehr: $B_I = 1{,}38$ und $B_N = 1{,}47$[1]. Die bei dem zugehörigen Zwei-Völker-Versuch (K_{4b} am 19. 10.) ankommenden Neulinge entschieden sich nun jedoch wieder deutlich volksspezifisch. $B_I = 0{,}38$; $B_N = 3{,}67$.

Der letzte, entscheidende Versuch fehlte allerdings noch. Am 19. 10. abends wurde im Italienervolk das den Zugang zu dem besonderen Saft verwehrende Gitter entfernt und durch ein anderes ersetzt, das den Bienen erlaubte, das Honig-Sirup-Gemisch aufzulecken, ohne sich dabei zu beschmieren. Bis zum nächsten Morgen war fast alles in die Waben eingetragen.

Die Neulingsverteilung des am Nachmittag des 20. 10. durchgeführten Spontanwahlexperimentes (K_{5a}) war nach wie vor unspezifisch[2]. Der Einwand, daß in der zwischen Einfütterung und Experiment vergangenen kurzen Zeit vielleicht noch nicht genügend Melasse-Aromastoffe in die Drüsen des Duftorgans gelangt waren, ist nicht von der Hand zu weisen. Ich habe darum 9 Tage später ein weiteres Spontanwahlexperiment (K_{5c}) durchgeführt. Nun war seit der Einfütterung ebensoviel Zeit vergangen wie bei dem Experiment von KALMUS und RIBBANDS. Die Anflüge der Neulinge waren jedoch auch hier *unspezifisch*. Beide Rassen interessierten sich mehr für den Nigra- als für den Italienerduft: $B_I = 1{,}47$ und $B_N = 1{,}70$.

Deutlich stockspezifisch war jedoch die Verteilung der Neulinge bei dem, zwischen den beiden Spontanwahlversuchen, am 21. 10. durchgeführten Zwei-Völker-Versuch (K_{5b}): Von 105 Italienerinnen flogen 73 zum volkseigenen und 32 zum volksfremden Futterplatz. $B_I = 0{,}44$. Von den Nigrabienen flogen 95 richtig und 20 falsch: $B_N = 4{,}75$.

[1] Nach Verdoppelung der Italienerschnitzel veränderte sich der Neulingsanflug sofort wieder zuungunsten des Nigraduftes. Nun ist $B_I = 41 : 46 = 0{,}89$ und $B_N = 27 : 26 = 1{,}04$. Versuch $K_{4a'}$ am 18. 10. 54.

[2] Auch hier änderte sich die Neulingsverteilung sofort nach Veränderung der Duftquantitäten. Bei dem im Anschluß an K_{5a} durchgeführten Versuch $K_{5a'}$, war die Anzahl der Nigraschnitzel verdoppelt. Nun wurde sofort von beiden Rassen der Nigraduft vermehrt angeflogen: $B_I = 20 : 4 = 5{,}00$ und $B_N = 9 : 3 = 3{,}00$. Nach Verdoppelung der Italienerschnitzel ($K_{5a''}$) verschoben sich die Indizes sofort zugunsten des Italienerduftes: $B_I = 10 : 10 = 1{,}00$ und $B_N = 6 : 10 = 0{,}60$.

Schlußbetrachtung

Wenn nach der Schilderung der sehr oft der imkerlichen Praxis entstammenden Beobachtungen und nach den Dressur- und Spontanwahlversuchen noch irgendwelche Zweifel über die Art der physiologischen Bedeutung des Duftorgans der Honigbiene bestanden haben sollten, so haben sie die Ergebnisse der im letzten Kapitel geschilderten (kombinierten) Versuche beseitigt: Das Sekret der Nassonoffschen Drüse ist ein hochwirksamer Lockstoff[1], der gleichermaßen anziehend auf alle Bienen wirkt, gleichgültig aus welchem Stock sie stammen. Er ist zudem, wenigstens was die drei untersuchten Rassen (*Apis mellifica ligustica*, *A. m. carnica* und *A. m. nigra*) anlangt, nicht rassespezifisch[2]. Die Theorie von KALMUS und RIBBANDS, wonach das Sekret der Duftdrüse mit der eingetragenen Nahrung variiert, konnte widerlegt werden. Die im Nektar und Pollen enthaltenen Aromastoffe vermögen die Qualität des Lockstoffes nicht zu verändern.

Wohl aber sind sie es, die — zusammen mit der geruchlichen Eigenart der Bienenwohnung — dem Nest- oder Stockgeruch seine charakteristische Note geben. Diesen Nestgeruch schleppen die Bienen als Körperhaftgeruch mit sich herum und durch ihn — und nicht durch den Sterzelduft — sind sie, vorausgesetzt, daß sich die beiden Wohngerüche genügend unterscheiden, für andere als Volksgenossen oder Volksfremde erkennbar.

Nicht endogene, sondern exogene Stoffe sind also für die olfaktorische Markierung der Bienenwohnung verantwortlich. Die imkerliche Praxis weiß schon lange davon: Auch ZANDER (1949) empfiehlt, um zu verhindern, daß sich die Bienen gegenseitig abstechen, vor der Vereinigung zweier Völker Bienen und Beuten mit einem duftenden Wasser zu besprühen. Hätte jedes Volk einen erblich bedingten Nestgeruch, so wäre eine Maßnahme dieser Art letztlich wirkungslos; sie würde das gegenseitige Erkennen der beiden Gruppen höchstens verzögern, aber nicht — was in der Tat geschieht — aufheben. Und würden die Geruchstoffe erst nachdem sie den Stoffwechsel durchlaufen haben, zur Wirkung kommen, so wäre ein Einfüttern ein und derselben aromatischen Zuckerlösung einige Tage vor dem Vereinigen viel wirksamer.

Die Natur ist immer sparsam. Durch die naturgegebenen Verschiedenheiten der Nistplätze und durch die unterschiedliche Zusammensetzung des eingetragenen Nektars und Pollens wird auf viel einfachere

[1] Wegen seiner hohen anlockenden Wirkung hat man ihn in die Gruppe jener Stoffe eingereiht, die KARLSON und BUTENANDT (1959) und KARLSON und LÜSCHER (1959) als Pheromone bezeichnen (s. auch KARLSON 1960).

[2] Sogar Sexuallockstoffe sind bei Insekten nicht immer artspezifisch (s. BARTH 1937/38 und GÖTZ 1951).

und aufwendungsärmere Weise ein volkstypischer Nestgeruch erzeugt, als es über genetische und stoffwechselphysiologische Vorgänge möglich wäre. Das, was erreicht werden soll, wird auch so — wenigstens unter natürlichen Bedingungen — mit hinreichender Wirksamkeit erreicht. Die Baue wildlebender Bienen unterscheiden sich wohl immer auch geruchlich voneinander mehr als unsere modernen, im Fabrikationsbetrieb mehr oder weniger einheitlich hergestellten Beuten. Diese Tatsache und das regelmäßige Umhängen der Wechselrahmen-Waben mag unter anderem an dem häufigen Verfliegen der Bienen eines Standes Schuld sein. Daß dies — und das ist unbestritten — vor allem zur Zeit der Hochtracht häufig vorkommt[1], spricht ebenfalls gegen die Theorie der genetischen Bedingtheit des Stockgeruches, ist aber auf Grund der neugewonnenen Erkenntnisse voll verständlich: Da selbst im Frühjahr nicht alle Pflanzen gleichzeitig blühen, wird nicht zu selten eine reiche Tracht nur dann zustande kommen, wenn Blüten *einer* Pflanzenart massenhaft zur Verfügung stehen. Dann wird aber auch von verschiedenen Stöcken dieselbe Nahrung eingetragen und andauernd derselbe Blütenduft in die Behausungen eingeschleppt. Da ist es kein Wunder, wenn die heimkehrenden Sammlerinnen häufig in die verkehrte Wohnung gelangen und dort auch unbehelligt bleiben.

Aber auch zu anderen Zeiten gelangen die Bienen nicht zu selten in fremde Stöcke. Verirren sich heimkehrende Sammlerinnen, so werden sie, so sie ohne Zögern das fremde Heim betreten, ohne weiteres eingelassen. Benehmen sie sich dagegen auffällig, so werden sie, ebenso wie die im typischen Pendelflug ankommenden Räuberbienen, sofort attakiert (s. dazu auch BUTLER und FREE 1952). Der Geruch ist also gar nicht allein maßgeblich. Ob eine Biene als Volksfremde erkannt wird, hängt zum nicht geringen Teil vom Verhalten des Eindringlings ab.

Bei den Zwei-Völker-Versuchen beherrschen drei verschiedene Gerüche die Verteilung der Neulinge an den Futterplätzen: die beiden stocktypischen Körperhaftgerüche der 2 Sammlerinnengruppen und der qualitativ einheitliche Sterzelduft. Je nach dem Grad der Unterscheidbarkeit der beiden Nestgerüche werden die dadurch geprägten Körperhaftgerüche die Höhe der Verteilungsspezifität beeinflussen. Der an den Futterplätzen ausgeschüttete und je nach Menge verschieden stark wirkende Lockduft kann gleich- aber auch gegensinnig wirken, je nachdem, ob vor dem Anflug eines (beobachteten) Neulings gerade der volkseigene oder der volksfremde Futterplatz mit Sterzelduft geschwängert worden war. Nun ist es auch klar, warum die Neulingsverteilungen bei den Zwei-Völker-Versuchen so uneinheitlich sind und so stark und

[1] Das ist schon seit langem bekannt (s. v. BERLEPSCH 1860, v. BUTTEL-REEPEN 1915). Zum Thema Verfliegen der Bienen siehe außerdem: v. FRISCH 1915, RAUSCHMAYER 1928, KING 1932, WEISS 1952, FREE 1958.

kurzfristig schwanken. Bemerkenswert ist die Höhe der anlockenden Wirkung des Duftorganduftes. Bei den Spontanwahlversuchen des Jahres 1954 flogen insgesamt 1260 Bienen zu den bedufteten Schälchen, während an der — zwischen diesen beiden stehenden — duftfreien Schale nur 49 Neulinge, also weniger als 4% landeten.

Die Bedeutung der gewonnenen Erkenntnisse für die imkerliche Praxis liegt auf der Hand: Wir wissen nun, daß dann, wenn ein Verfliegen der Bienen eines Bienenstandes verhindert werden soll, außer der farblich-visuellen Markierung der Stöcke auch noch eine geruchliche notwendig und unter Umständen von entscheidender Bedeutung ist. Den Duft der Nassonoffschen Drüsen zum Zwecke einer chemischen Analyse zu gewinnen, schien bis jetzt nur wissenschaftlichen Wert zu haben. Solange man nämlich davon überzeugt war, daß er stockspezifisch nur die Bienen eines Volkes anlockt, war an seine Verwendung in der Imkerei nicht zu denken. Nun da wir wissen, daß er als Lockstoff volks- und rassenunspezifisch alle Bienen anzieht, ist die Möglichkeit, ihn mit Hilfe der Schnitzelmethode in genügender Menge zum Zwecke seiner chemischen Analyse zu gewinnen, auch von wirtschaftlicher Bedeutung. Gelänge es, ihn nach der Aufklärung seiner Konstitution künstlich herzustellen, so hätte man ein Mittel in der Hand, mit dem man — wohl am besten im Verein mit der Duftlenkung nach v. Frisch (1947) — die Sammelbienen an Trachtquellen lenken könnte, deren Beflug vom Standpunkt der Honiggewinnung oder Bestäubung erwünscht ist.

Summary

The scent organ of the honeybee was discovered by Nassonoff in 1883 (Nassonoff or Nasanov gland). Sladen (1901) was the first to recognize its true nature. He observed that bees had exposed the scent gland while they exhibited the so called "joyful hum", that behaviour by which they produce a stream of air through rapid fanning of the wings, the head being bowed deeply forward and the tail raised sharply (Fig. 1). At the same time an pleasant smell can be perceived, which has been proven to be produced by the Nassonoff gland. The odour is quickly dispersed through the rapid fanning of the wings. That it is an odour with an alluring effect on other bees was demonstrated in 1923/24 by v. Frisch. Moreover, he found that the bees make use of their scent organs not only during fanning and scent dispersal (in German "sterzeln") but also that they expose it at plentiful crops. In the latter case a rapid vibration of the wings does not take place (Fig. 3).

In 1926 v. Frisch and Rösch tried to find out whether the odour of the scent gland is specific for each colony and attracts only the hive-companions of that bee, which makes use of the scent gland, or

wether it is of a general nature and has an alluring effect on all bees, regardless from what colony they come. Based on the results of this experiment, which pointed to a colony-specific effect, and on the grounds of a surmise which was made by v. BUTTEL-REEPEN in 1915, many beekeepers and zoologists were up till now convinced that the colony odour of the bees receives its individual note through the odour of the scent organ. Also KALTOFEN (1951) and KALMUS and RIBBANDS (1952) found the attractant to be colony-specific, while the experiments of WOJTUSIAK (1934)[1] gave contrary results.

My observations and experiments brought the following results: an analysis of those situations in which the bees make use of their scent gland, makes it probable that the workers always fan and disperse scent —sterzeln —, after they have had lost for some time the *customary* (gewohnten) contact with their companions or with the queen. The ending of this situation, that is to say the renewal of contact, apparently causes the fanning and scent dispersal. A series of observations, which are reported, speak for the correctness of this hypothesis.

The scenting of the feeding place and the fanning (with scent dispersal) of bees at the hive-entrance and at the nesting place (of a swarm) serves in all cases to attract companions. In a few cases the purpose of the scent dispersal becomes only obvious, if one takes into consideration that the bees are insects, whose entire behaviour is directed to the society.

The colony odour of the bees is composed of at least 12 different components. That it receives its colony-individual note from the odour of the Nassonoff gland is unlikely, because the bees expose their scent organs only outside of the hive and never in it.

Twelve Zwei-Völker-Versuche according to the methods of v. FRISCH and RÖSCH (1926)[2] showed on the average a colony-specific behaviour of the newcomers, but the preference for the population's own feeding place was relatively insignificant. In 5 cases one of the two test colonies flew to the feeding place of the foreign colony.

This method (which also was used by KALMUS and RIBBANDS) has a disadvantage: since the recruits alight where the foragers with their functioning scent glands are collecting sugar water, it is not possible

[1] These experiments were not concluded and not published; the manuscript is available.

[2] Two groups of forager bees from two colonies A and B receive at two neighboring feeding places a and b such strong sugar-water that they set their scent glands in function. According to the authors oppinion, the distribution of the arriving recruits had to give information concerning the effect of the glandular secretion. If the odour is non-specific, then it is to be expected that the recruits from A and B fly to both a and b; however, if it differs from colony to colony, then most recruits from A must go to a, and from B to b.

to separate the effect of the odour of the Nassonoff gland from the effect of the smell adhering to the bodies of the bees. On the other hand, unanimous results would be expected if the alluring odour could be obtained free of other components. This is relatively easy done in the following way: if one squeezes fairly firmly the abdomen of a bee held between the thumb and index finger, the scent gland becomes exposed. The odiferous substance can now easily be wiped away with a piece of filterpaper held with a pointed forceps (Fig. 6).

Both training and spontaneous choice experiments were carried out with odiferous substance obtained in this manner. In the case of the former, 20 to 30 forager bees were trained for several hours to the odour of the scent gland obtained from recruits from their own colony and thereafter they were tested in a choice-experiment, whether they were capable to distinguish the attractant on which they were trained from that which was obtained from bees of an other colony. Also reverse experiments — training to the scent gland odour obtained of bees of another colony — were carried out.

The spontaneous choice experiments are a type of Zwei-Völker-Versuche but by suitable provisions it was arranged, that the feeding places of the both groups of foragers (from A and B, which were alarming the newcomers) were seperated from those places where the newcomers sought for sugar-water. There 3 feeding dishes were set up in linear arrangement. One contained scent gland odour taken from recruits from colony A, the other the same from bees of colony B. The middle dish was free of alluring substance. Since in these experiments (as in most Zwei-Völker-Versuchen) colonies of different races were used, which differed distinctly from one another in their coloring, it could be recognized without further ado from which hive an arriving newcomer originated. Immediately after alighting they were caught and killed.

Both methods yielded unanimous results: again the strongly attracting effect of the scent gland substance was demonstrated. In the spontaneous experiments of the year 1954, for example, 1260 bees flew to the dishes with the odour and only 49 (less than 4%) to those dishes free of it. The odour of the scent gland definitely is differentiated by bees from the odour of stinger-poison and from other odours; it is, however, neither colony nor race specific. It attracts without distinction all races which I investigated (*Apis mellifica ligustica*, *A. m. nigra* and *A. m. carnica*). If one scent gland odour is given preference, this is an expression of the quantitative differences of both alluring substances used. The effect can be reversed by variation of the quantities.

Kalmus and Ribbands (1952) believed to have proven with their experiments that the type of crop influenced the quality of the odour of the scent gland or other surface-glands. The "kombinierten Versuche"

which I made in 1954 (see p. 455) show, however, that a colony-specific behaviour of bees is to be attributed to the colony odour adhering to the surface of their bodies. With purebred Italian and Nigra colonies I carried out alternately Zwei-Völker-Versuche, in which the body odour of the forager bees could influence the decision of the newcomers as to where they would alight, and spontaneous choice experiments, in which these odiferous components were excluded. First of all I tested the untreated colonies, then the Nigra colony — and later both colonies — were scented in the hives with geranium oil; finally these odiferous substances were removed and a mixture of a half pound of honey and two tablespoons of black treacle was placed in the Italian colony in such a way that the bees could not feed on the sweet substance, nevertheless the smell of the treacle was able to exercise its effect. After additional experiments I removed the wire screen blocking the access to the mixture, so that Italian bees could now eat and store it. Then the behaviour of the bees was tested anew. Table 10 shows distinctly the different effects of body odour (in this case = colony odour) and the odour of the scent gland. If the colony odours are the same, the distribution of the newcomers to both feeding places in the Zwei-Völker-Versuche is approximately 1 : 1; if they are different, the colony's own feeding place is preferred. In the spontaneous choice experiments the distribution of the newcomers in every case is nonspecific, for even then, when one of the odours was preferred, it always was preferred by the newcomers of both colonies, and this surprisingly universally.

The reported experiments show that if bees are able to distinguish the companions of their own colony from foreigners, this is to be attributed to the colony odour, which adheres to their bodies. The odour of the scent gland is nonspecific; it attracts without distinction all bees.

Literatur

ADAM, BROTHER: Das Zusetzen der Königinnen. Schweiz. Bienenztg. **86**, 267 (1950).

BARTH, R.: Herkunft, Wirkung und Eigenschaften des weiblichen Sexualduftstoffes einiger Pyraliden. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **58**, 297 (1937/38).

BECKER, LORE: Untersuchungen über das Heimfindevermögen der Bienen. Z. vergl. Physiol. **41**, 1 (1958).

BERLEPSCH, A. v.: Die Biene und die Bienenzucht. Mühlhausen 1860.

BETHE, A.: Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Pflügers Arch. ges. Physiol. **70**, 15 (1898).

BUTENANDT, A.: Zur Kenntnis der Sexualstoffe bei Insekten. Jber. preuß. Akad. Wiss. **1939**, 97 (1940).

BUTLER, C. G.: The world of the honeybee. London 1954.

BUTLER, C. G., and J. B. FREE: The behaviour of worker honeybees at the hive entrance. Behaviour **4**, 263 (1952).

BUTTEL-REEPEN, H. v.: Sind die Bienen Reflexmaschinen? Biol. Zbl. **20**, 1 (1900).

BUTTEL-REEPEN, H. v.: Leben und Wesen der Biene. Braunschweig 1915.

Eckert, J. E.: The pollen required by a colony of honeybees. J. econ. Ent. **35**, 309 (1942).

Fischer, W.: Untersuchungen über die Riechschärfe der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **39**, 634 (1957).

Free, J. B.: The drifting of honeybees. J. agric. Sci. **51**, 294 (1958).

Frisch, K. v.: Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **35**, 1 (1915).

Frisch, K. v.: Über den Geruchsinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **37**, 1 (1920).

Frisch, K. v.: Über die „Sprache" der Bienen. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **40**, 1 (1923/24).

Frisch, K. v.: Versuche über die Lenkung des Bienenfluges durch Duftstoffe. Naturwissenschaften **31**, 445 (1943).

Frisch, K. v.: Die Tänze der Bienen. Öst. zool. Z. **1**, 1 (1946).

Frisch, K. v.: Duftgelenkte Bienen im Dienste der Landwirtschaft und Imkerei. Wien 1947.

Frisch, K. v.: Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienensprache. Naturwissenschaften **35**, 12 (1948).

Frisch, K. v., H. Heran u. M. Lindauer: Gibt es in der Sprache der Bienen eine Weisung nach oben oder unten? Z. vergl. Physiol. **35**, 219 (1953).

Frisch, K. v., u. G. A. Rösch: Neue Versuche über die Bedeutung von Duftorgan und Pollenduft für die Verständigung im Bienenvolk. Z. vergl. Physiol. **4**, 1 (1926).

Götz, B.: Die Sexualduftstoffe an Lepidopteren. Experientia (Basel) **7**, 406 (1951).

Hazelhoff, E. H.: De Luchtverversching van een Bijenkast gedurende den zomer. Maandschr. Bijent. **44**, 1 (1941).

Herold, E.: Zur Vorspielfrage. Imkerfreund **7**, 377 (1952).

Huber, F.: Nouvelles observations sur les abeilles. Paris u. Genf 1814.

Jacobs, W.: Das Duftorgan von Apis mellifica und ähnliche Hautdrüsen sozialer und solitärer Apiden. Z. Morph. Ökol. Tiere **3**, 1 (1925).

Jessup, J.: Ventilation by the bee colony. Rep. Ia. St. Apiar. 1924, S. 35—37. Zit. nach Ribbands 1953.

Kalmus, H., and C. R. Ribbands: The origin of the odours by which honeybees distinguish their companions. Proc. roy. Soc. B **140**, 50 (1952).

Kaltofen, R. S.: Das Problem des Volksduftes bei der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **33**, 462 (1951).

Karlson, P.: Pheromones. Ergebn. Biol. **22**, 212 (1960).

Karlson, P., and A. Butenandt: Pheromones (ectohormones) in insects. Ann. Rev. Entomol. **4**, 39 (1959).

Karlson, P., and M. Lüscher: "Pheromones": A new term for a class of biologically active substances. Nature (Lond.) **183**, 55 (1959).

Karlson, P., u. M. Lüscher: „Pheromone", ein Nomenklaturvorschlag für eine Wirkstoffklasse. Naturwissenschaften **46**, 63 (1959).

King, G. E.: Drifting bees may make production records of little value. Amer. Bee J. **72**, 141 (1932).

Kleine, G.: Das Ventilieren der Bienen. Bienenztg Nördlingen 1858.

Lecomte, J.: Sur le marquage olfactif des sources de nourriture par les abeilles butineuses. C. R. Acad. Sci. (Paris) **245**, 2385 (1957).

Lindauer, M.: Über die Einwirkung von Duft- und Geschmackstoffen sowie anderen Faktoren auf die Tänze der Biene. Z. vergl. Physiol. **31**, 348 (1949).

Lindauer, M.: Bienentänze in der Schwarmtraube. Naturwissenschaften **22**, 509 (1951).

LINDAUER, M.: Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **36**, 391 (1954).

MCINDOO, N. E.: The scent-producing organ of the honeybee. Proc. Acad. nat. Sci. (Philad.) **66**, 542 (1914).

MCINDOO, N. E.: Recognition among insects. Smithson. misc. coll. **68**, 1 (1917).

NIXON, H. L., and C. R. RIBBANDS: Food transmission in the honeybee community. Proc. roy. Soc. B **140**, 43 (1952).

OTTO, E.: Untersuchungen zur Frage der geruchlichen Orientierung bei Insekten. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **62**, 65 (1951).

PASEDACH-POEVERLEIN, K.: Über das Spritzen der Bienen und die Konzentrationsänderung ihres Honigblaseninhaltes. Z. vergl. Physiol. **28**, 197 (1941).

PÉREZ, J.: Notes zoologiques. Act. Soc. Linnéenne de Bordeaux **47**, 245 (1894).

RAUSCHMAYER, F.: Das Verfliegen der Bienen und die optische Orientierung am Bienenstand. Arch. Bienenk. **9**, 249 (1928).

RENNER, M.: Die Haltung von Bienen in geschlossenen, künstlich beleuchteten Räumen. Naturwissenschaften **42**, 539 (1955a).

RENNER, M.: Neue Untersuchungen über die physiologische Wirkung des Duftorganduftes der Honigbiene. Naturwissenschaften **42**, 541 (1955b).

RENNER, M.: Neue Versuche über den Zeitsinn der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **40**, 85 (1957).

RENNER, M.: Über ein weiteres Versetzungsexperiment zur Analyse des Zeitsinnes und der Sonnenorientierung der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **42**, 449 (1959).

RIBBANDS, C. R.: The behaviour and social life of honeybees. London 1953.

ROEDER, K. D.: Insect Physiology. New York a. London 1953.

SCHRÖDER, C.: Handbuch der Entomologie. Jena 1928.

SLADEN, F. W. L.: A scent-producing organ in the abdomen of the bee. Glean. Bee Cult. **29**, 639 (1901).

SLADEN, F. W. L.: A scent-producing organ in the abdomen of the worker of Apis mellifica. Ent. mon. Mag. **38**, 208 (1902).

SNODGRASS, R. E.: Anatomy of the honey bee. Ithaca, New York 1956.

STEINHOFF, HILDTRAUT: Untersuchungen über die Haftfähigkeit von Duftstoffen am Bienenkörper. Z. vergl. Physiol. **31**, 38 (1948).

SYNGE, ANN D.: Pollen collection by honeybees. J. anim. Ecol. **16**, 122 (1947).

TODD, F. E., and R. K. BISHOP: Trapping honeybee-gathered pollen and factors affecting yields. J. econ. Ent. **33**, 866 (1940).

UNHOCH, N.: Anleitung zur wahren Kenntnis und zweckmäßigsten Behandlung der Bienen nach drey- und dreyßigjähriger genauer Beobachtung und Erfahrung. München 1823.

WEISS, K.: Vom Verfliegen der Bienen und der richtigen Markierung der Bienenkästen. Imkerfreund **7**, 211 (1952).

WIGGLESWORTH, V. B.: The principles of insect physiology. London 1950.

WOJTUSIAK, R.: Unveröffentlicht. Manuskript liegt vor. 1934.

WOLF, E.: Über das Heimkehrvermögen der Bienen. Z. vergl. Physiol. **3**, 615 (1926); **6**, 227 (1927).

ZANDER, E.: Das Leben der Biene. Stuttgart 1947.

ZANDER, E.: Die Zucht der Biene. Stuttgart 1949.

ZOUBAREFF, A.: A propos d'un organ de l'abeille nun encore decrit. Bul. Apicult. Suisse Romande **5**, 215 (1883). Englisch in Brit. Bee J. **136**, 296 (1883).

Dr. MAX RENNER,
München 2, Luisenstr. 14, Zoologisches Institut der Universität

Aufnahmebedingungen

I. Sachliche Anforderungen

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und ohne inhaltliche Wiederholung geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. von jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden. Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschriften erübrigen nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in Ausnahmefällen Aufnahme finden. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen mit vollständigem Titel der Arbeit, Zeitschriftentitel (in der Abkürzung nach den World Medical Periodicals), Band-, Seiten- und Jahreszahl. Die Literaturangaben sind am Schluß der Arbeit nach den Autorennamen *alphabetisch* anzuordnen und nicht zu numerieren. Werden mehrere Arbeiten des gleichen Autors zitiert, so ist an der betreffenden Stelle im Text eine in Klammer gesetzte 1, 2 bzw. 3 hinter dem Autorennamen einzufügen. Im Literaturverzeichnis steht diese Zahl, ebenfalls in Klammern gesetzt, vor der betreffenden Arbeit. Bücher müssen mit vollem Titel, Auflage, Ort, Verlag und Jahr zitiert werden.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen, um sie kürzer erscheinen zu lassen, ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten, mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt, und geleitet hat oder wem die Mittel verdankt werden. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

LINDAUER, M.: Temperaturregulierung und Wasserhaushalt im Bienenstaat. Z. vergl. Physiol. **36**, 391 (1954).

McINDOO, N. E.: The scent-producing organ of the honeybee. Proc. Acad. nat. Sci. (Philad.) **66**, 542 (1914).

McINDOO, N. E.: Recognition among insects. Smithson. misc. coll. **68**, 1 (1917).

NIXON, H. L., and C. R. RIBBANDS: Food transmission in the honeybee community. Proc. roy. Soc. B **140**, 43 (1952).

OTTO, E.: Untersuchungen zur Frage der geruchlichen Orientierung bei Insekten. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **62**, 65 (1951).

PASEDACH-POEVERLEIN, K.: Über das Spritzen der Bienen und die Konzentrationsänderung ihres Honigblaseninhaltes. Z. vergl. Physiol. **28**, 197 (1941).

PÉREZ, J.: Notes zoologiques. Act. Soc. Linnéenne de Bordeaux **47**, 245 (1894).

RAUSCHMAYER, F.: Das Verfliegen der Bienen und die optische Orientierung am Bienenstand. Arch. Bienenk. **9**, 249 (1928).

RENNER, M.: Die Haltung von Bienen in geschlossenen, künstlich beleuchteten Räumen. Naturwissenschaften **42**, 539 (1955a).

RENNER, M.: Neue Untersuchungen über die physiologische Wirkung des Duftorganduftes der Honigbiene. Naturwissenschaften **42**, 541 (1955b).

RENNER, M.: Neue Versuche über den Zeitsinn der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **40**, 85 (1957).

RENNER, M.: Über ein weiteres Versetzungsexperiment zur Analyse des Zeitsinnes und der Sonnenorientierung der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. **42**, 449 (1959).

RIBBANDS, C. R.: The behaviour and social life of honeybees. London 1953.

ROEDER, K. D.: Insect Physiology. New York a. London 1953.

SCHRÖDER, C.: Handbuch der Entomologie. Jena 1928.

SLADEN, F. W. L.: A scent-producing organ in the abdomen of the bee. Glean. Bee Cult. **29**, 639 (1901).

SLADEN, F. W. L.: A scent-producing organ in the abdomen of the worker of Apis mellifica. Ent. mon. Mag. **38**, 208 (1902).

SNODGRASS, R. E.: Anatomy of the honey bee. Ithaca, New York 1956.

STEINHOFF, HILDTRAUT: Untersuchungen über die Haftfähigkeit von Duftstoffen am Bienenkörper. Z. vergl. Physiol. **31**, 38 (1948).

SYNGE, ANN D.: Pollen collection by honeybees. J. anim. Ecol. **16**, 122 (1947).

TODD, F. E., and R. K. BISHOP: Trapping honeybee-gathered pollen and factors affecting yields. J. econ. Ent. **33**, 866 (1940).

UNHOCH, N.: Anleitung zur wahren Kenntnis und zweckmäßigsten Behandlung der Bienen nach drey- und dreyßigjähriger genauer Beobachtung und Erfahrung. München 1823.

WEISS, K.: Vom Verfliegen der Bienen und der richtigen Markierung der Bienenkästen. Imkerfreund **7**, 211 (1952).

WIGGLESWORTH, V. B.: The principles of insect physiology. London 1950.

WOJTUSIAK, R.: Unveröffentlicht. Manuskript liegt vor. 1934.

WOLF, E.: Über das Heimkehrvermögen der Bienen. Z. vergl. Physiol. **3**, 615 (1926); **6**, 227 (1927).

ZANDER, E.: Das Leben der Biene. Stuttgart 1947.

ZANDER, E.: Die Zucht der Biene. Stuttgart 1949.

ZOUBAREFF, A.: A propos d'un organ de l'abeille nun encore decrit. Bul. Apicult. Suisse Romande **5**, 215 (1883). Englisch in Brit. Bee J. **136**, 296 (1883).

Dr. MAX RENNER,
München 2, Luisenstr. 14, Zoologisches Institut der Universität

Aufnahmebedingungen

I. Sachliche Anforderungen

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.

2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und ohne inhaltliche Wiederholung geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen", Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. von jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden. Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschriften erübrigen nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in Ausnahmefällen Aufnahme finden. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Literaturangaben, die nur im Text berücksichtigte Arbeiten enthalten dürfen, erfolgen mit vollständigem Titel der Arbeit, Zeitschriftentitel (in der Abkürzung nach den World Medical Periodicals), Band-, Seiten- und Jahreszahl. Die Literaturangaben sind am Schluß der Arbeit nach den Autorennamen *alphabetisch* anzuordnen und nicht zu numerieren. Werden mehrere Arbeiten des gleichen Autors zitiert, so ist an der betreffenden Stelle im Text eine in Klammer gesetzte 1, 2 bzw. 3 hinter dem Autorennamen einzufügen. Im Literaturverzeichnis steht diese Zahl, ebenfalls in Klammern gesetzt, vor der betreffenden Arbeit. Bücher müssen mit vollem Titel, Auflage, Ort, Verlag und Jahr zitiert werden.

8. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

9. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen, um sie kürzer erscheinen zu lassen, ist unzulässig.

10. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

11. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksagungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten, mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt, und geleitet hat oder wem die Mittel verdankt werden. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

Ergebnisse der Physiologie, biologischen Chemie und experimentellen Pharmakologie

Herausgegeben von O. KRAYER, Boston, E. LEHNARTZ, Münster i. W., A. VON MURALT, Bern, H. H. WEBER, Heidelberg

50. Band: Mit 57 Abbildungen. III, 564 Seiten Gr.-8°. 1959. (Mit 2 Beiträgen in deutscher, 4 in englischer und 1 Beitrag in französischer Sprache) DM 118,—

INHALTSÜBERSICHT

Thrombocytenfaktoren. Von E. F. LÜSCHER, Bern/Schweiz · The Biosynthesis of the Purines. By S. C. HARTMAN, Boston (Mass.)/USA, and J. M. BUCHANAN, Cambridge (Mass.)/USA · Récentes acquisitions sur la nature et le métabolisme des hormones thyroïdiennes. Par J. ROCHE et R. MICHEL, Paris/France · Ionic Movements in Cell Membranes in Relation to the Activity of the Nervous System. By H. H. USSING, Copenhagen/Denmark · Mucosaccharides and Glycoproteins. Chemistry and Physiopathology. By Z. STARY, Warren (Pa.)/USA · Renin and Hypertensin. By W. S. PEART, London/Great Britain · Das Nierenmark. Struktur, Stoffwechsel und Funktion. Von K. J. ULLRICH, Göttingen · Namen- und Sachverzeichnis.

Früher erschienen:

48. Band: Mit 137 Abb. und 3 Porträts. III, 749 Seiten Gr.-8°. 1955. DM 124,—

49. Band: Mit 75 Abb. und 3 Porträts. III, 512 Seiten Gr.-8°. 1957. DM 98,—

SPRINGER-VERLAG · BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg
Printed in Germany